

SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

ACTA
ZOOLOGICA FENNICA

53

HELSINGFORSIAE 1948

ACTA ZOOLOGICA FENNICA 53
EDIDIT
SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

ÖKOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER UFERINSEKTEN

VON
HARRY KROGERUS

MIT 36 TABELLEN, 24 DIAGRAMMEN, 3 KARTEN UND 6 ABBILDUNGEN

HELSINGFORSIAE 1948

HELSINGFORS 1948
DRUCK VON OY. TILGMANN AB.

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
Vorwort	5
Einleitung	6
Kap. I. Das Untersuchungsgebiet	11
Kap. II. Untersuchungsmethoden	19
Kap. III. Die Insektenfauna innerhalb des Untersuchungsgebietes	30
A. Die wichtigsten Arten und ihr Vorkommen in verschiedenen Jahreszeiten	30
B. Der Anteil der systematischen Gruppen in der Insektenfauna	40
C. Ein Vergleich zwischen der Insektenfauna der untersuchten Ufer	44
D. Jahresindividuelle Besonderheiten der Insektenfauna	46
Kap. IV. Die Bedeutung der wichtigsten Milieufaktoren im Leben der Strandinsekten	48
A. Die Feuchtigkeit	49
B. Die Temperatur	75
C. Das Licht	96
D. Sonstige Faktoren	103
Kap. V. Untersuchungen über die Körpertemperatur der Strandcara- biden	105
A. Allgemeines über die Körpertemperatur der Insekten. Mes- sungsmethoden	105
B. Die Körpertemperatur der Strandcarabiden, wenn Strahlung und andere störende Momente eliminiert sind	108
C. Die Körpertemperatur der Strandcarabiden bei Aktivität	110
D. Die Einwirkung der Strahlung auf die Körpertemperatur	111
E. Die Einwirkung der Transpiration auf die Körpertemperatur	117
F. Wie die Körpertemperatur zur Klarlegung der Verteilung der Tiere innerhalb des Standortes beitragen könnte	125
Kap. VI. Die Entwicklung der Strandcarabiden	126
Kap. VII. Die Überwinterung der Strandinsekten	141
Literaturverzeichnis	147

Vorwort.

Die vorliegende Untersuchung stellt einen Versuch dar, die Ökologie der Insekten innerhalb zweier kleiner, gut abgegrenzter und mit einander verwandter Strandteile am Lojo-See (Lohjanjärvi) in Südwestfinnland zu behandeln. Die erste Anregung zu dieser Arbeit gab mir mein Vater, Dr. phil. ROLF KROGERUS, der während seiner vieljährigen Studien über die Insektenfauna des Lojo-Gebietes, seine Aufmerksamkeit auf die interessanten ökologischen Verhältnisse gerichtet hatte, die diese im Laufe des Jahres stark veränderlichen Standorte kennzeichnen.

Die Felduntersuchungen, auf welche die Abhandlung baut, wurden während der Jahre 1937—45 gemacht. In den Kriegsjahren 1939—44 waren meine Studien jedoch ganz sporadisch. Ursprünglich war es meine Absicht, meine Arbeit zu einer ähnlichen Standorte in anderen Teilen unseres Landes umfassenden Untersuchung zu erweitern; es erwies sich aber bald, dass die Zeit eine solche wegen des grossen Formenreichtums der Insektenfauna der Ufer nicht erlaubte. Trotzdem, dass das Untersuchungsgebiet sehr begrenzt ist, sind doch wichtige Komponenten seiner niederen Tierwelt unberücksichtigt geblieben; dieses gilt vor allem Arachnoideen und Collembolen. Aus praktischen Gründen hat es sich als notwendig erwiesen das grosse Material zu begrenzen.

Ich habe, hauptsächlich aus wirtschaftlichen Gründen, die Ergebnisse meiner Studien über die Synökologie der Strandinsekten in dieser Abhandlung nicht aufgenommen, sondern werde sie in einem zweiten Teil veröffentlichen.

Ich möchte hier meinen aufrichtigen Dank allen den Lehrern und Fachgenossen aussprechen die mir während meiner Arbeit eine wertvolle Hilfe geleistet haben. Den grössten Dank bin ich meinem Vater schuldig, der mich schon früh in das Studium der Natur eingeführt und mir immer durch Diskussionen über verschiedene ökologische Probleme eine gute Anleitung gegeben hat, und Herrn Professor PONTUS PALMGREN, der mit einem aufopfernden Interesse meine Untersuchungen verfolgt hat und mir viele wertvolle Anregungen gegeben hat. Ich danke auch die Herren Professoren ALEXANDER LUTHER und PAAVO SUOMALAINEN, die meine Arbeit mit guten Ratschlägen und der Anschaffung nötiger Messapparate unterstützt haben. Den Herren Dr. phil. RICHARD FREY, Dr. phil. CARL H. LINDROTH und Dr. phil. ERNST

PALMÉN verdanke ich wertvolle Anregungen durch Gespräche über für mich aktuelle ökologische Fragen.

Die Bestimmung des beträchtlichen Materials ist eine mühsame Aufgabe gewesen. Selbst habe ich die Arten der Gruppen *Odonata* und *Lepidoptera* und einen Teil der *Diptera* und *Coleoptera* determiniert. Im übrigen haben mir folgende Personen Hilfe geleistet: Dr. phil. O. AHLBERG (*Thysanoptera*), Dr. phil. R. FREY (*Diptera*), Mag. phil. W. HELLÉN (*Hymenoptera*), Dr. phil. R. KROGERUS (*Coleoptera*), Professor HARALD LINDBERG (*Coleoptera*), Dr. phil. HÅKAN LINDBERG (*Hemiptera*), Herr O. NYBOM (*Trichoptera*), Dr. phil. E. PALMÉN (*Coleoptera*), Dr. phil. O. RENKONEN (*Coleoptera*), Dr. phil. A. ROMAN (+) (*Hymenoptera*), Mag. phil. R. STORÅ (*Diptera*, *Nematocera*), Mag. phil. L. TIENSUU (*Diptera*, *Muscidae*).

Mein schwedisch geschriebenes Manuskript wurde von Stud. phil. Fräulein GISELA DAHM ins Deutsche übersetzt. Frau GERTRUD MICKELSSON hat das Manuskript sprachlich durchgesehen.

Allen diesen Personen danke ich herzlich. Die Universität Helsingfors und Societas Scientiarum Fenniae haben durch Stipendien meine Arbeit unterstützt; für diese spreche ich meinen aufrichtigen Dank aus.

Einleitung.

Die Natur bildet ein unteilbares Ganzes in dem die verschiedenen lebenden Elemente, die produzierenden, konsumierenden und reduzierenden, in vieler Hinsicht eng auf einander angewiesen sind; ferner sind sie von der leblosen Umwelt abhängig und wirken ihrerseits umgestaltend auf diese. Das Ziel der ökologischen Forschung muss daher ein Verständnis der Gesamtheit der Natur sein. Eine Voraussetzung für eine derartige entgeltige Synthese ist indessen die Kenntnis von der Ökologie der primären Einheiten, der Arten und der kleinsten Organismengesellschaften.

Das Ziel der Autökologie ist die Voraussetzungen des Vorkommens jeder einzelnen Art festzustellen. Das Studium muss von Felduntersuchungen ausgehen, bei denen man durch Messung der Intensität und Qualität der verschiedenen ökologischen Faktoren in verschiedenen Teilen des Lebensraumes Klarheit über die Ursachen der Verteilung und des Verhaltens der verschiedenen Arten innerhalb desselben zu erhalten sucht. Die Kenntnis von der Abhängigkeit der verschiedenen Arten von einzelnen äusseren Faktoren wird durch Experimente im Laboratorium vertieft. Beim Studium der Ursachen der Artenverteilung ist in letzter Zeit besonders die grosse Bedeutung des Mikroklimas hervorgehoben worden (FRANZ 1931, KROGERUS 1937, TAMBS-LYPHE 1944 u.A.). Auf Grund der von mir gemachten Erfahrungen möchte

ich dies ganz besonders betonen. Leider haften den Methoden, die dem Ökologen zur Messung des Mikroklimas innerhalb kleinsten Raumes zu Gebote stehen noch sehr grosse Mängel an, und mir scheint, dass die Ausarbeitung genauerer Methoden für solche Messungen eine sehr wichtige Aufgabe für die nächste Zukunft wäre.

Besonders zwei Typen von Laboratoriumexperimenten haben unter Forschern, die an der Autökologie niederer Tiere arbeiten, grosse Verbreitung gewonnen. Der eine Versuchstyp will die ökologische Valenz (HESSE 1924, S. 16—17) der Arten für verschiedene ökologische Faktoren erforschen. Man sucht mit anderen Worten zu erforschen, was die niedrigste und höchste Intensität eines gewissen äusseren Faktors ist, die ein bestimmtes Entwicklungsstadium einer Art auszuhalten vermag. Solche Untersuchungen können sicherlich bisweilen zu recht interessanten Ergebnissen führen und zur Klärung der Verbreitung und des Vorkommens der Arten innerhalb verschiedener Teile des Lebensraumes beitragen, besonders innerhalb solchen, in denen extreme Lebensbedingungen herrschen, aber ihre Bedeutung darf nicht überschätzt werden. Die Reaktion eines Tieres auf den extremen Wert irgendeines äusseren Faktors ist in hohem Masse von dessen physiologischem Zustand und der Zeit abhängig, die vergeht, bis dieser extreme Wert erreicht wird, und die Verhältnisse in einem Laboratorium können niemals völlig denen entsprechen, die draussen in der Natur herrschen.

Ein anderer Typ von Experimenten ist von HERTER (1923 a,b) eingeführt worden und läuft darauf hinaus die Präferenda der Arten zu bestimmen, d.h. die Temperatur-, Feuchtigkeits-, und Beleuchtungsgrade, die die einzelnen Individuen einer Art aufsuchen, wenn ihnen freie Wahl gelassen ist. Diese Präferendaexperimente sind heute sehr verbreitet. Solche Experimente gestatten meines Erachtens in vielen Fällen wertvolle Schlussfolgerungen, aber andererseits kann ich mich des Eindruckes nicht erwehren, dass die Schlüsse, die man gezogen hat, bisweilen allzu weitgehend sind, wenn man in Betracht zieht, dass die Versuche nicht immer mit gehöriger Kritik ausgeführt wurden (vgl. PALMÉN und SUOMALAINEN 1945, S. 38—44). Hierauf werde ich noch im Kap. IV zurückkommen. Ausserdem ist dem Begriffe Präferendum, wie BACKLUND (1945, S. 11) zeigt, eine recht variierende Bedeutung beigegeben worden, und mir scheint die Kritik, die er in diesem Zusammenhange übt, völlig berechtigt zu sein.

Von den zwei Geschwisterwissenschaften auf dem Gebiete der Synökologie, der Pflanzensynökologie und der Tiersynökologie, hat bekanntlich erstere (die Pflanzensoziologie) als älterer und entwickelterer Wissenschaftszweig einen Standpunkt erreicht, wo man, trotz noch herrschender Uneinigkeit in einigen recht wesentlichen Punkten, so weit gekommen ist, dass man die Ergebnisse verschiedener Wissenschaftler miteinander vergleichen und auf

Grund derselben mit höheren Zielen vor Augen weiterbauen kann. Vor allem besitzt die Pflanzensoziologie einen exakt festgestellten und genau definierten Grundbegriff, die Assoziation. Die Tiersynökologie ist, als der aus natürlichen Gründen jüngere Wissenschaftszweig, mit der älteren Geschwisterwissenschaft als Vorbild entwickelt worden, und nicht zum wenigsten aus diesem Grunde ist die Uneinigkeit und Begriffsverwirrung, die die Pflanzensynökologie charakterisiert hat, in noch höherem Masse für die Tiersynökologie kennzeichnend. Versuche einer Synthetisierung der beiden Wissenschaftszweige sind zwar vor langer Zeit gemacht worden, z.B. GAMS (1918) und KLUGH (1923), aber die Versuche können kaum als erfolgreich angesehen werden. Und dies ist ganz natürlich, da die Forscher auf dem Gebiete der Tiersynökologie mit grossen praktischen Schwierigkeiten kämpfen und Uneinigkeit noch in vielen elementären Grundbegriffen herrscht. Dies hat zur Folge, wie FRANZ (1939, S. 369) hervorhebt, dass die Ergebnisse verschiedener Forscher oft mit einander nicht zu vergleichen sind um daraus weitgehendere Schlussfolgerungen ziehen zu können. Ohne näher auf dieses Chaos einzugehen, will ich zu gewissen grundlegenden Begriffen Stellung nehmen.

Der Begriff Biocönose ist von MÖBIUS (1877) eingeführt worden. RESVOY (1924, S. 20) hat die Biocönose in folgender Weise zutreffend definiert: »Eine Biocönose stellt ein sich in einem beweglichen Gleichgewichtszustand erhaltendes Bevölkerungssystem dar, das sich bei gegebenen ökologischen Verhältnissen einstellt«.

Die Biocönose umfasst also alle Lebewesen innerhalb eines Abschnittes des Lebensraumes, d.h. schliesst sowohl die Pflanzen als die Tiere ein. Hierdurch wird die Biocönose eine Einheit für die Gesamtforschung, die Biocönologie, die synthetische Forschung, die das Ziel aller Pflanzen- und Tiersynökologie ist. Den Begriff Biocönose hat man oft in der Tiersynökologie angewandt um die grundlegende Einheit zu bezeichnen — annähernd der Assoziation der Pflanzensoziologen entsprechend — was ja offenbar falsch ist.

Eine andere Eigenschaft der Biocönose ist ihre Fähigkeit zur Selbstregulierung (Vgl. FRIEDERICHs 1927, S. 153). Damit ist der Biocönose eine untere Grenze gegeben, und der Begriff kann nicht so aufgefasst werden wie es z.B. DAHL (1921, S. 58—59) tut: »Es sind also einerseits die grünen Teile einer bestimmten Pflanzenart, andererseits der Stamm, die Wurzel, die Blüte, die Frucht usw. als Lebensgemeinschaft im engeren Sinne zu betrachten«. Nun ergibt sich indessen eine andere Frage: Wie sollen die verschiedenen Biocönosen voneinander abgegrenzt werden und wie kann man wissen, ob die belebten Einheiten innerhalb eines Bevölkerungssystems wirklich durch Selbstregulierung zusammengehalten werden ohne nennenswerten Einfluss von der Umwelt? Bei hydrobiologischen Untersuchungen tritt das Abhängigkeitsverhältnis deutlicher zu Tage, und auf diesem Gebiete hat man schon beachtenswerte

Ergebnisse erzielt, wie z.B. THIENEMANN (1923, 1925). Die terrestrische Biocönotik ist bisher rein theoretisch behandelt worden, und kann wohl erst dann angegriffen werden, wenn man über die verschiedenen Pflanzen- und Tiergesellschaften eine klarere Vorstellung erhalten hat. Es scheint mir überhaupt zweifelhaft, ob man terrestrische Biocönosen in obengenanntem Sinne abgrenzen kann; die verschiedenen Elemente der Natur haben keine einheitlichen Grenzen, und es scheint mir, als ob man keine absolute Selbstregulierung von einer Biocönose verlangen könne.

Auch dem Ausdruck Biotop sind die verschiedensten Bedeutungen beigegeben worden und er bezeichnet bald grössere, bald kleinere, mehr oder weniger gut abgegrenzte Gebiete des Lebensraumes. Das logischste wäre meines Erachtens diesen Begriff den Abschnitt des Lebensraumes umfassen zu lassen, innerhalb dessen die Biocönose belebt ist (HESSE 1924, S. 143) und ihn erst in einer Zukunft in Gebrauch zu nehmen, wenn wir eventuell im Stande sind, verschiedene Biocönosen zu unterscheiden. In dieser Abhandlung gebrauche ich deshalb das neutralere Wort Standort, um einen mehr oder weniger gut abgegrenzten Abschnitt des Lebensraumes zu bezeichnen.

Jedenfalls ist also der Begriff Biocönose unbrauchbar wenn es sich um Klassifizierung von Tiergesellschaften handelt. Und für diese Klassifizierung ist natürlich ein Begriff notwendig.

Die Frage, ob die Tiergesellschaften auf Grund ihrer eigenen Struktur klassifiziert werden sollen, oder ob als Ausgangspunkt verschiedene, in der Natur leicht erkennbare Pflanzengesellschaften zu wählen sind, ist lebhaft erörtert worden. Im allgemeinen wird das erstere Verfahren als das theoretisch richtige erkannt. Doch ist eine solche Klassifizierung schwerer durchzuführen, auf Grund der grösseren Beweglichkeit der Tiere und deren häufig verborgenem Leben, weshalb in der Praxis die Pflanzengesellschaften oft als Einteilungsgrund dienen müssen. Bei meinen Untersuchungen habe ich die Insektengesellschaften nach ihrer eigenen qualitativen und quantitativen Struktur klassifiziert.

Unabhängig von dem Verfahren, dessen man sich bedient kommt man zu dem Ergebnis, dass ausgeprägte, unter gegebenen äusseren Umständen entstehende Tiergesellschaften in der Natur existieren. Wenn sie auch nicht immer scharf abgegrenzt sind und ihre Beständigkeit gering ist, so sind sie doch deutlich zu erkennen und bilden den Grund, auf dem die Tiersynökologie zu arbeiten hat. Hier ist ein Begriff, der allgemein zur Anwendung kommen könnte, von Nöten, aber bisher haben wir eine Menge verschiedener Begriffe, die ungefähr dasselbe bezeichnen. FRANZ (1939) hat diese Frage behandelt, in der Absicht ein einheitlicheres Urteil über die Tiersynökologie herbeizuführen um danach den Weiterbau einer synthetischen Forschung zu ermöglichen. Er sagt (op. c. S. 381): »Der Assoziationsbegriff, mit dem die moderne

Pflanzensoziologie arbeitet ist . . . klar auf Grund exakt feststellbarer soziologischer Gegebenheiten definiert. Seine Definition ist eine solche, dass er mit geringfügigen Abänderungen auch in der Tiersoziologie angewendet werden kann und durchaus berufen erscheint, dortselbst den reichlich unklaren Biocönosebegriff zu ersetzen. Ich schlage daher vor, von nun an auch in der Tiersoziologie ausschliesslich mit der Assoziation als soziologischer Grundeinheit zu arbeiten . . . ». Der Begriff Assoziation sollte, um Beispiele für eine gebräuchlichere Terminologie anzuführen, bei PALMGREN (1930) Bestand entsprechen, bei KROGERUS (1932) und BRUNDIN (1934) Zoocönose, von denen letztgenannter Ausdruck, definiert als Tierbestand innerhalb der Biocönose, mir in Betracht des oben gesagten über unsere Möglichkeiten heute verschiedene Biocönosen unterscheiden zu können ungeeignet scheint, und Bestandestyp bei RENKONEN (1938, 1944). — Ich werde in dieser Untersuchung diesen Weg einschlagen, und gebrauche also den Ausdruck Assoziation für die synökologischen Einheiten, mit denen ich arbeite. Trotzdem die Grenzen zwischen verschiedenen Gesellschaften keineswegs scharf sind und obwohl die Gesellschaft oft bei synökologischen Untersuchungen nur einen bestimmten Teil des Tierlebens umfasst, scheint mir der Assoziationsbegriff doch anwendbar, vor allem als ein Ausweg aus der herrschenden Begriffsverwirrung. Ob nun diese Assoziationen nach dem Muster der schweizerischen (FRANZ 1939) oder der schwedischen pflanzensoziologischen Schule (BRUNDIN 1934), oder nach Art der amerikanischen Synökologen (SHELFORD und TOWLER 1925) bestimmt werden, scheint mir weniger wichtig; wie RENKONEN (1944) gezeigt hat sind die Ergebnisse, die auf den verschiedenen Wegen erzielt werden, jedenfalls unvereinbar.

In den letzten Jahrzehnten sind eine grosse Menge tierökologischer Arbeiten veröffentlicht worden. Besonders ist die Ökologie der Insekten recht intensiv untersucht worden, und diese Studien basieren teils auf bestimmten taxonomischen Einheiten, teils wieder umfassen sie bestimmte Standorte, oder stellen eine Kombination von beiden dar. Sowohl vielseitigere, als rein autökologisch oder synökologisch eingestellte Untersuchungen sind veröffentlicht worden. Eine derartige ökologische Untersuchung wie die vorliegende, hat natürlich intime Berührungspunkte mit vielen der obengenannten Arbeiten, aber ich muss wegen Platzmangel darauf verzichten, auch nur die wichtigsten dieser Arbeiten zu nennen; ich verweise auf spätere Abschnitte, wo sie in verschiedenen Zusammenhängen genannt werden und auf das Literaturverzeichnis. Irgendeine zusammenfassende Darstellung über die Ökologie der Insekten an Ufern vom Typ meines Untersuchungsgebietes gibt es meines Wissens nicht, während dagegen kleinere Studien über die Autökologie verschiedener Strandinsekten, besonders der Strandkäfer, in grosser Zahl vorliegen.

Kap. I

Das Untersuchungsgebiet.

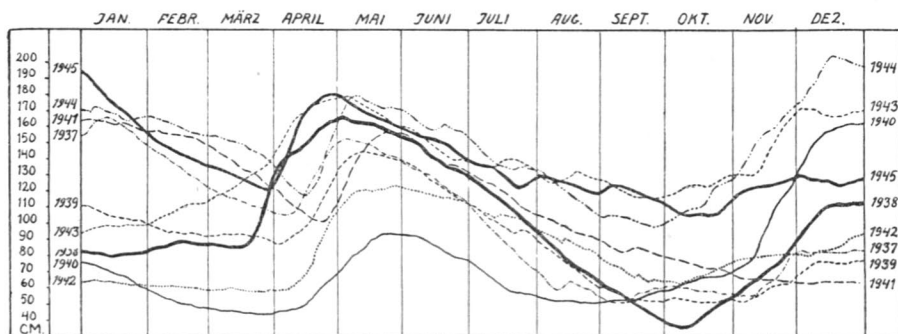
Die Gegend von Lojo (Lohja), eine der ältesten Kulturgegenden Südfinnlands, erhält ihr Gepräge vor allem von dem weitverzweigten Lojo-See, dem grössten See in Südfinnland. Der Felsboden in der Umgebung des Sees besteht hauptsächlich aus Granit und Gneis, und ist stellenweise von Kalkadern durchzogen. Der grösste Teil der lockeren Ablagerungen besteht aus Moränen, und innerhalb des Gebietes befinden sich auch einige mächtige Os-Bildungen. Ton ist an mehreren Stellen in der Umgebung des Lojo-Sees vorhanden, in der Regel jedoch innerhalb recht begrenzter Gebiete. Beträchtliche Teile die an den See grenzen, sind bebaut.

Die vielen Seen des Lojo-Gebietes und ganz besonders der Lojo-See selbst, wirken im allgemeinen ausgleichend auf das Klima, das dadurch ein etwas mehr »maritimes« Gepräge hat, als die nächste Umgebung.

Die Flora und Fauna innerhalb des Lojo-Gebietes sind wegen ihrer Reichhaltigkeit bekannt, und besonders ist das Vorkommen südlich betonter Arten, die Wärme bevorzugen, auffallend. Hier finden auch viele Arten ihre nördlichste Verbreitungsgrenze in Finnland. Die Vegetation ist stellenweise sehr reich, besonders in den kalkführenden Gegenden.

Wie innerhalb eines Gebietes zu erwarten ist, in dessen Felsgrund Granit und Gneis, und in dessen Schicht von lockeren Erdarten Moränen- und Os-material überwiegen, das aber schon seit langem bebaut worden ist, befindet sich der Lojo-See in einem Übergangsstadium zwischen Oligotrophie und Eutrophie (JÄRNEFELT 1928). In seichten, von Anbau umgebenen Buchten hat der See ein rein eutrophes Gepräge.

Der Eisgang im Lojo-See erfolgt gewöhnlich in der späteren Hälfte des April, jedoch kommen selbstverständlich in gewissen Jahren Abweichungen



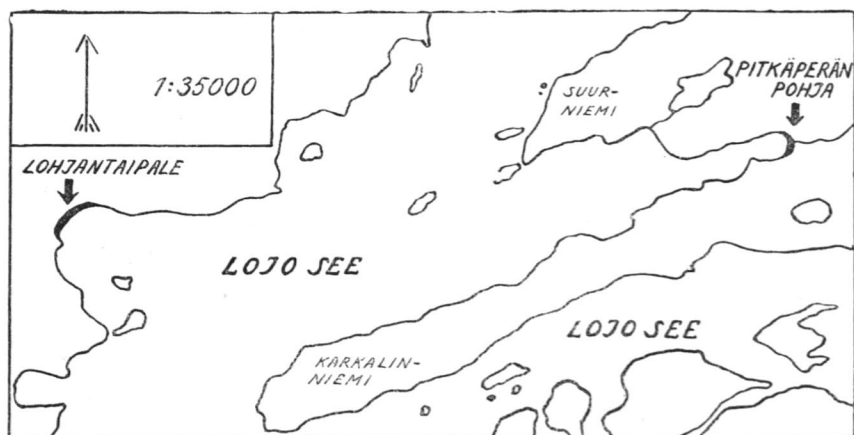
Diagr. 1. Die Schwankungen des Wasserstandes im Lojo-See während der Periode 1937—1945. Senkrechte Achse: Die Höhe über dem Nullpunkt des in Virkby am Südufer des Lojo-Sees gelegenen Pegels. Waagerechte Achse: Die Monate.

davon vor. Während der Periode 1937—1945 fielen die extremsten Verhältnisse auf die Jahre 1943 (Eisgang 10—14. 4) und 1941 (Eisgang 7—11. 5). Die Zufrierung beginnt im allgemeinen Ende November oder Anfang Dezember.

Der Wasserstand des Lojo-Sees ist grossen Schwankungen unterworfen, variiert aber in verschiedenen Jahren ziemlich konstant. Die Kurven im Diagramm 1 zeigen die Schwankungen des Wasserstandes in einer Neunjahrsperiode, 1937—1945; sie fussen auf Messungen, die vom hydrographischen Büro ausgeführt wurden. Dem Diagramm ist zu entnehmen, dass der Wasserstand in den Wintermonaten verschiedene Jahre eine sehr verschiedene Höhe hat, und dass er während der Monate Januar—März bald eine steigende, bald eine sinkende Tendenz zeigt. Vor, während und nach dem Eisgang steigt das Wasser stark, und der Wasserstand ist gewöhnlich Anfang Mai, in späten Jahren aber erst Ende des Monats am höchsten. In den Sommermonaten sinkt das Wasserniveau ziemlich kontinuierlich, aber — vor allem von der Niederschlagsmenge abhängig — in verschieden hohem Masse und mit wechselnder Geschwindigkeit in den verschiedenen Jahren. So ist z.B. der Unterschied zwischen Hochwasserstand im Frühjahr und Tiefwasserstand im Herbst im Jahre 1938 130 cm., im Jahre 1945 76 cm. Nach heftigen und langen Regen in den Sommermonaten kann eine vorübergehende Erhöhung des Wasserniveaus beobachtet werden. In der Zeit September—Oktober ist der Wasserstand gewöhnlich am tiefsten, um im Spätherbst wieder zu steigen.

Mein Untersuchungsgebiet umfasst zwei mit einander verwandte Strandtypen, deren Lage aus Karte 1 hervorgeht.

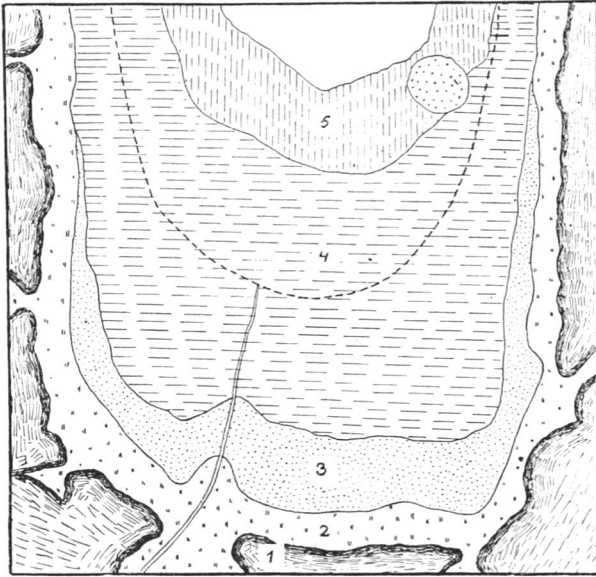
Das eine dieser Gebiete liegt im Kirchspiel L o j o, auf Grund und Boden des Gutes Torhola. Zwischen den Landzungen Karkalinniemi und Suurniemi



Karte 1. Die Lage der Untersuchungsgebiete.

erstreckt sich eine lange, seichte und eutrophe Bucht landeinwärts, deren innerster Teil *Pitkäperänpohja* heisst. Der Strand, der den innersten Teil der Bucht umgibt, stellt mein Untersuchungsgebiet dar (im Nachstehenden verkürzt *P p p*).

Da das Profil des Buchtbodens sehr schwach abfällt und die Wasseroberfläche im Laufe des Sommers kontinuierlich sinkt, ist der Charakter des Strandes grossen Schwankungen ausgesetzt weil immer weitere Strandgebiete entwässert werden. Am Strande haben sich einige deutliche, gut abgegrenzte,



Karte 2. Pitkäperänpohja. 1: 1000.
 1 = *Salix*-Gürtel. 2 = Zone I. 3 = Zone II. 4 = Zone III. 5 = *Phragmites*-Bestand.
 Die gestrichelte Linie = Der Wasserrand am 24. 9. 1938

Vegetationszonen gebildet, die im Folgenden beschrieben werden sollen, wie sie sich bei Tiefwasserstand im Herbst zeigen (Karte 2).

Die supraaquatile Litoralzone wird landeinwärts von einem dichten Gürtel von *Salix phylicifolia* begrenzt; dieser Weidengürtel markiert also annähernd die Grenze der Wasserlinie, wenn der Wasserstand im See am höchsten ist. Hinter dem *Salix*-Dickicht erstrecken sich weite, bebaute Flächen. Gleich ausserhalb des Weidengebüsches kann eine cirka 10 m. breite Zone unterschieden werden, wo die Vegetation im grossen und ganzen recht niedrig ist, ungefähr 20—30 cm. Nur ganz in der Nähe des *Salix*-Gebüsches wachsen höhere Kräuter wie *Lysimachia*, *Thalictrum* und *Filipendula*. Diese Zone, im folgenden *Zone I* bezeichnet, ist aus folgenden Pflanzenarten zusammengesetzt

(die Abundanz der Pflanzen ist nach der Abundanzskala 1—5 von HULT-SERNANDER angegeben):

<i>Agrostis</i> sp.	5	<i>Veronica</i> <i>scutellata</i>	2
<i>Carex</i> <i>Goodenowii</i>	5	<i>Alisma</i> <i>plantago-aquatica</i>	1
<i>Juncus</i> <i>filiformis</i>	5	<i>Butomus</i> <i>umbellatus</i>	1
<i>Potentilla</i> <i>anserina</i>	5	<i>Scirpus</i> <i>palustris</i>	1
<i>Comarum</i> <i>palustre</i>	5	<i>Salix</i> <i>repens</i> * <i>rosmarinifolia</i>	1
<i>Lysimachia</i> <i>vulgaris</i>	4	<i>Polygonum</i> <i>viviparum</i>	1
<i>Galium</i> <i>palustre</i>	4	<i>Ranunculus</i> <i>reptans</i>	1
<i>Carex</i> <i>vesicaria</i>	3	— <i>repens</i>	1
<i>Thalictrum</i> <i>flavum</i>	3	<i>Filipendula</i> <i>ulmaria</i>	1
<i>Peucedanum</i> <i>palustre</i>	3	<i>Cicuta</i> <i>virosa</i>	1
<i>Mentha</i> <i>arvensis</i>	3	<i>Scutellaria</i> <i>galericulata</i>	1
<i>Caltha</i> <i>palustris</i>	2	<i>Equisetum</i> <i>limosum</i>	1
<i>Myosotis</i> <i>scorpioides</i>	2		

Zone I ist nach aussen ziemlich scharf abgegrenzt und setzt sich in einem Gürtel von gänzlich abweichendem Charakter fort, der sich vor allem durch hohe, dichte *Carex vesicaria*-Bestände auszeichnet. Diese Zone II ist mitten in der Bucht 15—20 m. breit. Die Vegetation setzt sich aus folgenden Arten zusammen:

<i>Carex</i> <i>vesicaria</i>	5	<i>Equisetum</i> <i>limosum</i>	3
<i>Poa</i> sp.	4	<i>Comarum</i> <i>palustre</i>	2
<i>Scirpus</i> <i>palustris</i>	4	<i>Alisma</i> <i>plantago-aquatica</i>	1
<i>Caltha</i> <i>palustris</i>	3	<i>Iris</i> <i>pseudacorus</i>	1
<i>Pedicularis</i> <i>palustris</i>	3	<i>Polygonum</i> <i>amphibium</i>	1
<i>Mentha</i> <i>arvensis</i>	3	<i>Lythrum</i> <i>salicaria</i>	1
<i>Potamogeton</i> <i>natans</i>	3		

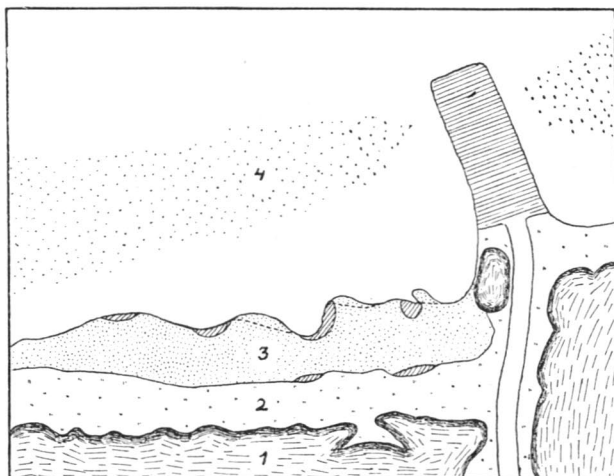
Die folgende Zone, die scharf von der oben beschriebenen abgegrenzt ist, besteht aus einer *Equisetum limosum*—*Scirpus acicularis*—*Poa*-Soziation. Ihr Gepräge erhält die Zone in erster Linie vom *Equisetum*, das hier sehr dicht wächst und eine Höhe von etwa einem Meter erreicht. Die übrigen Pflanzenarten bilden eine ganz niedrige, dichte Decke auf dem Erdboden. Grosse Teile des Erdbodens liegen innerhalb dieser Zone bar. Diese ganze Zone wird nicht einmal in Jahren mit ungewöhnlich tiefem Wasserstand trockengelegt; die gestrichelte Linie in der Kartenskizze stellt die Wasserlinie Ende September 1938 dar.

Diese Zone III wird von folgenden Pflanzenarten zusammengesetzt:

<i>Equisetum</i> <i>limosum</i>	5	<i>Sparganium</i> <i>simplex</i>	2
<i>Poa</i> sp.	5	<i>Potamogeton</i> <i>natans</i>	2
<i>Scirpus</i> <i>acicularis</i>	5	<i>Polygonum</i> <i>amphibium</i>	2
<i>Utricularia</i> <i>vulgaris</i>	3		

Ausserhalb der *Equisetum*-Zone, gleich an der offenen Wasserfläche der Bucht, liegt noch ein *Phragmites communis*-Gürtel, welcher indessen, da er mit dem Strande selbst nicht in Verbindung steht, nicht in mein Untersuchungsgebiet fällt.

Der Boden in P p p besteht hauptsächlich aus mit Gytja vermengtem Ton. Innerhalb der Strandteile, die die kürzeste Zeit überschwemmt sind, also Zone I, ist der Ton jedoch von einer 3—5 cm. dicken Schicht von Humuserde bedeckt. Reiner Sand oder sandbemengter Tonboden kommt hier nicht vor. Der Boden ist innerhalb einiger Teile der zwei obersten Zonen des Strandes von Seggentorf und einer dünnen Moosdecke (hauptsächlich *Drepanocla-*



Karte 3. Lohjantaipale. 1: 1000.

1 = Gebüschgürtel. 2 = Zone I. 3 = Zone II. 4 = *Phragmites*-Bestand

dus) bedeckt; ausserdem werden im Frühling bei Hochwasserstand allerlei Pflanzenteile angeschwemmt, Schilf-, Binsen- und Schachtelhalm, weggeschwemmte Wassergewächse, vermoderte Pflanzenteile, Rindensplitter u.s.w. die stellenweise innerhalb Zone I eine mehrere Zentimeter dicke Schicht auf dem eigentlichen Erdboden bilden.

Der andere Strand liegt im Dorf Lohjantaipale in Karislojo (Karjalohja) Kirchspiel (im Folgenden L t e genannt). Auch hier (Karte 3) wird die supraaquatile Litoralzone nach oben hin von einer dichten Gebüsch- und Baumvegetation abgegrenzt, die hauptsächlich von *Salices*, *Alnus glutinosa*, *A. incana* und *Rhamnus frangula* zusammengesetzt ist. Dieser Abschnitt ist ein Quellengebiet mit sehr reichlicher Bodenvegetation. Auf dem Strandgebiete selbst können zwei gut abgegrenzte Zonen unterschieden werden: ein etwa 10 m. breiter Gürtel mit hoher und dichter Vegetation dem Gebüsch-

rande am nächsten, und ausserhalb dieses Gürtels ein niedriger und spärlicher, ziemlich reiner *Scirpus palustris*-Bestand von ungefähr derselben Breite. Die erstgenannte Zone, *Zone I*, setzt sich aus folgenden Arten zusammen:

<i>Carex acuta</i>	5	<i>Potentilla anserina</i>	2
<i>Juncus filiformis</i>	5	<i>Veronica scutellata</i>	2
<i>Mentha arvensis</i>	5	<i>Galium palustre</i>	2
<i>Scutellaria galericulata</i>	4	<i>Equisetum limosum</i>	1
<i>Gramen sp.</i>	3	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	1
<i>Lythrum salicaria</i>	3	<i>Glyceria fluitans</i>	1
<i>Lysimachia vulgaris</i>	3	<i>Poa sp.</i>	1
<i>Lycopus europaeus</i>	3	<i>Typhoides arundinacea</i>	1
<i>Carex Goodenowii</i>	2	<i>Juncus lampocarpus</i>	1
— <i>rostrata</i>	2	<i>Epilobium palustre</i>	1
<i>Salix repens</i> * <i>rosmarinifolia</i>	2	<i>Stachys palustris</i>	1
<i>Thalictrum flavum</i>	2	<i>Bidens tripartita</i>	1
<i>Comarum palustre</i>	2		

Zone II wird, wie oben hervorgehoben, völlig von *Scirpus palustris* dominiert und von folgenden Arten zusammengesetzt:

<i>Scirpus palustris</i>	5	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	1
<i>Polygonum amphibium</i>	3	<i>Glyceria fluitans</i>	1
<i>Potamogeton natans</i>	2	<i>Typhoides arundinacea</i>	1
<i>Equisetum limosum</i>	1		

Der Boden ist hier teilweise von anderer Beschaffenheit als in P p p. An den Teilen des Strandes, die nur kurze Zeit überschwemmt sind, besteht der oberste Teil der Bodenschicht aus Humuserde, oder stellenweise schwach humifiziertem oder rohem Seggentorf. Weiter draussen am Strande besteht der Boden aus feinsandbemengtem Ton oder Tongyttja. Hier und dort gibt es völlig vegetationsfreie Gebiete. In der Nähe der Wasserlinie ist der Boden oft von aufgeschlammtem Tonschlamm oder Dy bedeckt und die Hochwasserlinie ist auch auf diesem Strand durch eine stellenweise mächtige Bank von angeschwemmten, mehr oder weniger stark vermoderten Pflanzenteilen allerlei Art markiert. Stellenweise ist der Boden der Zone I von einer dünnen Moosdecke aus *Drepanocladus* bedeckt.

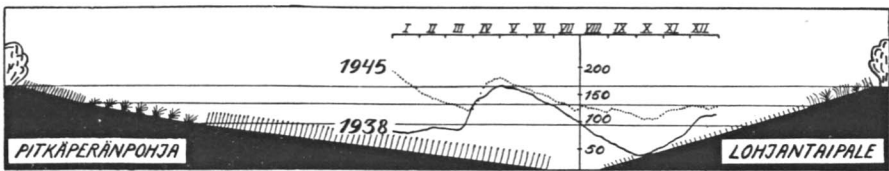
Diejenigen Standortfaktoren, die für das Entstehen dieser an den Ufern vorkommenden Vegetationszonen bestimmend sind, sind wahrscheinlich in erster Linie die Bodenfeuchtigkeit und die Zeit, in der das betreffende Gebiet von Wasser überschwemmt ist. Diese Faktoren verändern sich jedoch nur langsam; die scharfe Abgrenzung der Zonen scheint von der gegenseitigen Konkurrenz der dominierenden Arten abgeleitet werden zu müssen. Nur auf dem schmalen Gebiete, wo die Standortfaktoren für zwei dieser Arten gleich

günstig sind (z.B. *Carex vesicaria* und *Equisetum limosum* in P p p) kommt eine Mischung der verschiedenen Bestände vor (vgl. CAJANDER 1909, S. 10).

Es ist auffallend, dass die Zahl der Pflanzenarten von den inneren Zonen nach den äusseren abnehmen. Dasselbe gilt auch für die Zahl der dominierenden Arten. Dies ist ja ganz natürlich; die äusseren Verhältnisse werden nach aussen hin immer extremer (u.a. wird die Überschwemmungsperiode länger) und nur stärker spezialisierte Arten kommen hier zurecht. In dem Masse wie die Artenzahl abnimmt, wird die Dominanz einzelner Arten immer grösser.

Von besonderem Interesse sind indessen die von den Wasserstandsschwankungen bedingten Veränderungen, und besonders die Entwicklung, die die Ufer im Laufe der Vegetationsperiode durchmachen.

Das Diagramm 2 zeigt Profile der beiden untersuchten Ufer, in überhöhter Skala ausgeführt, mit den verschiedenen Vegetationszonen schematisch ange-



Diagr. 2. Profile der untersuchten Ufer in überhöhter Skala. Die waagerechten Linien geben die Höhe der Wasseroberfläche an den Grenzen der verschiedenen Vegetationszonen an. Die Kurven markieren die Schwankungen des Wasserstandes in den Jahren 1938 und 1945. Die senkrechte Skala gibt die Höhe über dem Nullpunkt des Pegels in cm an.

deutet. Die Kurven veranschaulichen die Schwankungen des Wasserstandes während der zwei Jahre, 1938 und 1945, in denen ich Gelegenheit gehabt habe die meisten und die am einheitlichsten fortschreitenden Untersuchungen durchzuführen. Die waagerechten Linien bezeichnen die Höhe der Wasserfläche an den Grenzen der verschiedenen Zonen.

Bei Hochwasserstand im Frühling ist das ganze eigentliche Strandgebiet, die supraaquatile Litoralzone, überschwemmt. Da der Boden innerhalb des äusseren Randes des Weidengürtels stärker ansteigt, als das aussenvor liegende Strandprofil, entsteht hier eine ziemlich deutliche obere Grenze des supraaquatilen Strandgürtels, und die eigentlichen Strandinsekten sind in diesem Stadium innerhalb eines ganz schmalen Gürtels zusammengedrängt, gleich unter den Weidensträuchern. Die am Wasserrande selbst angehäuften Masse angeschwemmter Pflanzenreste erhöhen in erheblichem Masse die Existenzmöglichkeiten der Insekten zu dieser Zeit. Dieser »Anspülichtwall« beherbergt auch im Frühling und Vorsommer ein sehr reiches Tierleben.

Wenn die Wasserfläche im Lojo-See zu sinken und gleichzeitig die Ve-

getation an den Seeufern sich zu entwickeln beginnt, ist bald eine Periode erreicht, in welcher die Vegetation der Zone I über die Wasserfläche emporragt. Nun wird diese Zone von solchen fliegenden Insektenarten bevölkert, die sich in der Vegetation oder teilweise auf der Wasserfläche unter der Vegetation aufhalten. Gleichzeitig verschiebt sich die Wasserlinie selbst weiter nach aussen und die an den Boden gebundenen Insektenarten folgen mit. Wenn die Wasserfläche cirka 35 cm. gesunken ist, ist die oberste Zone an beiden Ufern vollständig trockengelegt.

Gleichzeitig wie Zone I trockengelegt wird beginnt die Vegetation der Zone II oberhalb der Wasserfläche sichtbar zu werden und wenn die Wasserfläche wieder um 35 cm. gesunken ist, ist auch schon Zone II in P p p sowie ein bedeutender Teil der Zone II in L t e trockengelegt. Nun beginnen auch schon die *Equisetum*-Stengel innerhalb der äussersten Zone in P p p über dem Wasser sichtbar zu werden, und wenn der Wasserstand im See tief ist, wird darüberhinaus noch ein Teil dieser Zone trockengelegt, wie die ganze Zone II in L t e.

Die Veränderung die die Ufer im Laufe des Sommers erfahren, geschehen in den verschiedenen Jahren auf Grund von Ungleichheiten im Wasserstandswechsel natürlich nicht völlig in gleicher Weise. Als Beispiel hierfür mag die Entwicklung der Ufer während der Jahre 1938 und 1945 dienen. In beiden Jahren trat der Hochwasserstand Anfang Mai ein, aber im Jahre 1945 war die Wassermenge im Lojo-See erheblich grösser als im Jahre 1938. Anfangs sank die Wasserfläche in beiden Jahren in ungefähr dem gleichen Tempo. Aus diesem Grunde war Zone I im Jahre 1938 Ende Juni völlig trockengelegt, im Jahre 1945 hingegen erst Mitte Juli. Der höhere Wasserstand führt auch eine Verspätung in der Entwicklung der Vegetation mit sich. Im Jahre 1938 setzte das Fallen der Wasserfläche bis Oktober gleichmässig fort; Zone II in P p p war Anfang August trockengelegt und darüberhinaus wurden noch 30 Meter der Zone III in P p p und die ganze Zone II in L t e trockengelegt. Im Jahre 1945 war der Niederschlag während des späteren Teiles des Sommers sehr reichlich. Dies hatte zur Folge, dass in diesem Jahr nicht einmal die ganze Zone II in P p p trockengelegt wurde.

Die Feuchtigkeit des Bodens ist innerhalb der untersuchten Ufer natürlich grossen Schwankungen unterworfen. Die Feuchtigkeit ist nahe der Wasserlinie am grössten und nimmt, falls das Strandprofil gleichmässig ansteigt, landeinwärts ziemlich regelmässig ab. Wenn das Wasser im See im Laufe des Sommers immer weiter nach draussen sinkt, rückt auch das Gebiet mit maximaler Feuchtigkeit mit hinaus, während die früher trockengelegten Gebiete immer trockener werden. Völlig gleichmässig ist diese allmählich geschehende Austrocknung im Laufe des Sommers jedoch nicht, sondern wird von den Niederschlägen und der Beschaffenheit der Vegetation und des Bodens beeinflusst. Nach einem Regen nimmt natürlich die Feuchtigkeit in gleichem

Masse über dem ganzen Ufergebiet zu. Aber die darauf folgende Abdunstung ist von der Dichte der Vegetation und der Grösse und Beschaffenheit der Bodenpartikel abhängig. Die von den Niederschlägen und verschiedenen Abdunstungen verursachten Störungen werden im grossen und ganzen doch recht schnell ausgeglichen, und Messungen haben ergeben, dass der Feuchtigkeitsgrad des Erdbodens während des Verlaufes der ganzen Vegetationsperiode von der Wasserlinie landeinwärts ziemlich regelmässig abnimmt.

Von den beiden Untersuchungsgebieten ist P p p am sorgfältigsten untersucht worden. Dieses Gebiet liegt in unmittelbarer Nähe meiner Sommerwohnung, während L t e über 5 km. davon entfernt liegt. In P p p haben meine Untersuchungen fast ungestört durchgeführt werden können, während dies am anderen Strande, der in unmittelbarer Nähe des Kirchdorfes Karislojo liegt, nicht der Fall gewesen ist.

K a p. II

Untersuchungsmethoden.

Ufer sind sehr instabile Standorte. Die Schwankungen des Wasserstandes verursachen stete Veränderungen im Feuchtigkeitshalt des Erdbodens und verändern deshalb ununterbrochen das Milieu der Strandinsekten. Auf Grund des ziemlich regelmässigen Sinkens der Wasserfläche im Verlaufe der Vegetationszeit, verändert sich indessen das Milieu der von mir untersuchten Ufer in einer, im grossen ganzen regelmässigen, und jedes Jahr sich wiederholenden Art und Weise. Diese gleichmässig fortschreitende, langsam vorsichgehende Veränderung der Umwelt der Strandinsekten, bringt viele interessante ökologische Probleme ans Licht.

Die erste Aufgabe, vor die ich gestellt wurde war, möglichst vollständig den Artenbestand innerhalb meines Untersuchungsgebietes während verschiedener Jahreszeiten festzustellen. Diejenigen Arten, die mit der höchsten Abundanz auftreten, stellen oft die interessantesten Objekte für ökologische Studien dar. Nachdem die Verteilung der einzelnen Arten innerhalb des Gebietes festgestellt und ihr Auftreten während der verschiedenen Tageszeiten, bei verschiedenen Wetterverhältnissen u.s.w. beobachtet worden waren, galt es zu erforschen, auf welche ökologischen Faktoren dies zurückzuführen ist, wie die einzelnen Arten auf verschiedene Qualität und Intensität der äusseren Faktoren reagieren, und welche Kombination dieser äusseren Faktoren die für jede einzelne Art günstigste ist. Innerhalb des Gebietes, wo eine Art mit grösster Individuenzahl auftritt, ist die Kombination der ökologischen Faktoren für diese Art am günstigsten.

Voraussetzung für synökologische Studien ist die Kenntnis von den Ansprüchen der einzelnen Arten gegenüber ihrer Umwelt. Am Strande kommen die verschiedenen Arten miteinander vermischt vor. Welche Stabilität haben die so gebildeten Insektengesellschaften und wie verhalten sie sich gegenüber den verschiedenen Strandzonen und der Veränderung, welcher der Strand während der Vegetationszeit unterworfen ist? Eine Lösung dieser Probleme ist auch das Ziel meiner Untersuchungen gewesen.

Eine Untersuchung der Insektenfauna der Ufer zeigt, dass sich gewisse Arten hauptsächlich innerhalb der die Feldschicht bildenden Vegetation aufhalten, während andere dagegen auf oder in dem Boden hausen. Zu der ersteren Gruppe gehören Dipteren, Thysanopteren, die Mehrzahl der Hemipteren und Hymenopteren, viele Coleopteren, Odonaten und andere Insekten, die sich hauptsächlich fliegend bewegen, wie auch viele auf Pflanzen lebende Larvenformen. Zu der letzteren Gruppe gehören vor allem Coleopteren, aber auch Ameisen, gewisse Hemipteren und viele Larvenformen. Diese zwei Komponenten innerhalb der Insektenfauna, die Fauna der Bodenschicht und die der Feldschicht, habe ich wie es die meisten, die ähnliche Untersuchungen angestellt haben, jeden für sich untersucht. Diese Methode hat sich vor allem deshalb als notwendig erwiesen, weil beim Studium der Insektenfauna der verschiedenen Schichten verschiedene Fangmethoden zur Anwendung gelangen müssen. Es muss jedoch hervorgehoben werden, dass die Grenze zwischen der Insektenfauna der beiden Schichten nicht scharf ist. Ein Teil der Fauna der Feldschicht hält sich auch auf dem Erdboden oder auf der Wasseroberfläche unter der höheren Vegetation auf (z.B. viele Fliegenarten), während gewisse Arten der Bodenschicht bisweilen auf die Vegetation kriechen (z.B. viele *Stenus*-Arten). Im allgemeinen herrscht doch nur selten Zweifel darüber, zu welcher Schicht eine Art gehört. Diejenigen Arten der Feldschicht, die sich auf dem Erdboden aufhalten, ergreifen gewöhnlich gleich die Flucht, wenn sie beunruhigt werden, während die eigentlichen, an den Boden gebundenen Arten sich in der Erde verstecken. Ebenso lassen sich die Arten der Bodenschicht, die in der höheren Vegetation vorkommen leicht feststellen. — Das von der Untersuchungsmethode bedingte Studium der beiden Schichten für sich kann also ohne grössere Schwierigkeiten durchgeführt werden, und scheint mir auch nicht nachteilig auf die Gewinnung eines Gesamtbildes der Insektenfauna einzuwirken. Ich meine nämlich festgestellt zu haben, dass die Insekten des Erdbodens und die der Vegetation ihr Leben zum grossen Teil unabhängig voneinander leben.

Eine genaue Kenntnis von der Verteilung der auf dem Erdboden lebenden Insekten innerhalb des Strandgebietes, und der Zusammensetzung der Insektengesellschaften, kann nur dadurch erhalten werden, dass man sich quantitativer Einsammlungsmethoden bedient. Solche Methoden sind seit DAHL

(1904, 1908) in seinen grundlegenden Arbeiten auf die Bedeutung derselben hingewiesen hat angewandt worden. Eine absolute quantitative Methode wäre selbstverständlich das Ideal, aber in den meisten Fällen muss sich der Forscher, der sich mit terrestrischen Insektenformen beschäftigt, mit relativen quantitativen Werten begnügen. Solche Werte sind aber auch bei vielen ökologischen Untersuchungen ausreichend. Bei der Untersuchung von Probestellen sind vor allem zwei Methoden zur Anwendung gekommen. DAHL (1908) schlägt als Einheit die Einsammlung während einer bestimmten Zeit vor; diese Methode ist von u.a. HEROLD (1927) und RENKONEN (1938) angewandt und kritisch behandelt worden. Allgemeiner gebräuchlich ist die Methode, die Insekten möglichst genau innerhalb einer Fläche von bestimmter Grösse einzusammeln. Es ist klar, dass die Methode, je nach dem Untersuchungsobjekt, der Beschaffenheit des Standortes und dem Zweck der Untersuchung variieren muss, aber in den meisten Fällen dürfte die letztere der oben angeführten Methoden zu den zuverlässigsten Ergebnissen führen. Deshalb habe ich auch als Grund für meine autökologischen und synökologischen Studien über die Insektenfauna der Bodenschicht quantitativ untersuchte Probestellen einer bestimmten Grösse gehabt.

Wie gross muss nun eine Probestelle sein, um als Grund für insektenökologische Studien zu dienen? Diese Frage ist viel diskutiert worden und verschiedene Vorschläge sind gemacht worden. DOGIEL (1924), der beim Studium terrestrischer Tiergesellschaften quantitative Einsammlungen innerhalb bestimmter Probestellen vorgenommen und die Insektenbestände in diesen miteinander verglichen hat, geht von 400 cm². grossen Einheiten aus. KROGERUS (1932) benutzt eine Probestelle von 1 m². als Einheit; mit derselben Probestelle operieren BRUNDIN (1934), WEESE (1924), SHACKLEFORD (1929) u.a. Auch kleinere Einheiten sind verwendet worden, so z.B. 1 Quadratfuss (SMITH 1928) und 10 × 10, bzw. 25 × 25 cm. (FRENZEL 1936). RENKONEN (1944) geht bei seinen Untersuchungen über Strandinsekten von einer Fläche von 1/2 × 1/2 m. aus. FRANZ (1939, S. 387) hebt hervor: »Nach meinen Erfahrungen müssen zur Untersuchung der Arthropodenfauna der Boden- und Vegetationsschicht je nach den Verhältnissen Flächen von 1 bis 4 m². untersucht werden« und »Flächen von 400 cm². oder gar nur 100 cm². sind unter allen Umständen zu klein«, denn, wie er bemerkt, gibt eine statistische Behandlung eines solchen unvollständigen Artenbestandes kein klares Bild über die Zusammensetzung der gesamten Assoziation. Mir scheint jedenfalls klar zu sein, dass irgendeine bestimmte festgeschlagene Grösse der Probestelle nicht in Frage kommen kann, sondern die Grösse der Probestelle muss bei jeder Untersuchung auf Grund der Grösse des Untersuchungsobjektes und der Beschaffenheit des Standortes einzeln bestimmt werden. Da die Untersuchung die Mikrofauna des Bodens gilt, sind die von FRANZ vorgeschlagenen Einheiten

ten ganz zu gross (TRÄDGÅRDH und FORSSLUND 1932). Ein Kriterium dafür, dass eine Probefläche gross genug ist, ist meines Erachtens der Umstand, dass die am zahlreichsten vorkommenden Arten des Bestandes mit deutlich verschiedener Abundanz auftreten, oder wie RENKONEN (1938, S. 37) hervorhebt: »Das deutliche Hervortreten der dominierenden Arten kündigt die genügend lange Dauer der Probeentnahme an«. Die Erfahrung zeigt nämlich, dass innerhalb jedes natürlichen Bestandes gewöhnlicherweise eine Art mit bedeutend höherer Abundanzzahl auftritt als die übrigen. Ist dies innerhalb einer Probefläche nicht der Fall, ist es oft ein Zeichen dafür, dass sie allzu klein ist und also nur einen Teil einer natürlichen Insektengesellschaft umfasst, oder dass innerhalb der Probefläche zwei oder vielleicht mehrere Insektengesellschaften einander tangieren. — Bei meinen Untersuchungen begann ich mit einer Probefläche von der Grösse 1 m². Es stellte sich bald heraus, dass diese Probefläche viel zu gross war, denn innerhalb der Bodenschicht der Ufer sind die Insektenbestände so stark zusammengedrängt, dass es sich all zu zeitraubend erwies eine solche Fläche quantitativ zu untersuchen. Ausserdem variieren verschiedene äussere Faktoren, z.B. die Beschaffenheit der Vegetation und besonders die Bodenfeuchtigkeit innerhalb kürzerer Abstände, so stark, dass man, um einen möglichst einheitlichen Abschnitt des Strandes als Ausgangspunkt zu erhalten, als Einheit eine kleinere Probefläche wählen muss. Ich kam zu dem Ergebnis, dass eine Probefläche von der Grösse $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}$ m. die geeignetste für meinen Zweck war.

Die Untersuchung einer Probefläche ist in folgender Weise durchgeführt worden. Das zu untersuchende Gebiet ist mittels eines 15 cm. hohen Metallrahmens mit den Dimensionen $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}$ m. abgegrenzt worden. Dieser Rahmen wird ein Stück in die Erde hineingepresst an einem Platze, wo die Vegetation und die Beschaffenheit des Erdbodens möglichst homogen sind, und wo die Feuchtigkeit des Bodens innerhalb aller Teile möglichst gleichförmig ist. Die Zusammensetzung der Vegetation und die Beschaffenheit des Erdbodens und ausserdem noch das etwaige Vorkommen vermoderter Pflanzenteile u. dgl. innerhalb der Probefläche wird aufgezeichnet, wonach die Feuchtigkeit des Bodens gemessen wird. Danach wird die höhere Vegetation abgeschnitten, wonach alle innerhalb der Probefläche herumkriechenden Insekten eingesammelt werden. Das Einsammeln wird durch okulare Besichtigung der tieferen Schichten fortgesetzt bis der harte Ton bei etwa 10 cm. Tiefe erreicht ist, und bis in 5 Minuten kein neues Tier mehr zu finden ist. Eine Untersuchung dieser Art dauert gewöhnlicherweise 30—60 Minuten, aber kann unter gegebenen Umständen erheblich längere Zeit in Anspruch nehmen. Danach ist alles nun lose Material innerhalb der Probefläche wie Pflanzenwurzeln, Moos, Torf, vermoderte Pflanzenteile u.s.w., in einen Stoffbeutel gesammelt worden, wonach die endgültige Untersuchung im Laboratorium vorgenommen wurde.

Hierbei bin ich in der Weise verfahren, dass das mitgehabte Material in kleinen Portionen in ein grosses mit Wasser gefüllten Gefäss herabgelassen wurde, wobei die noch in dem Material verborgenen Insekten in den meisten Fällen an die Wasseroberfläche steigen, oder zumindest leicht entdeckt werden. Es hat sich als notwendig herausgestellt, alle hohlen Schilfrohre und Schachtelhalme zu untersuchen, denn diese dienen oft den kleineren Insekten als effektive Verstecke. Die Untersuchung des ganzen Materials einer Probefläche hat somit weitere $1\frac{1}{2}$ —2 Std. in Anspruch genommen. Eine solche Arbeit ist ja sehr zeitraubend, aber ich bin davon überzeugt, dass auf diese Art ein zuverlässiges Ergebnis erreicht wird. Auch Kontrollversuche habe ich in der Art durchgeführt, dass ich steriles Strandmaterial obengenannter Art mit einer bestimmten Menge Insektenarten verschiedener Grösse vermengt und danach eine gleiche Untersuchung in Wasser durchgeführt habe. Es hat sich herausgestellt, dass ich spätestens innerhalb zwei Stunden sämtliche Exemplare wiedergefunden habe. Ich zögere jedoch diese Methode für absolut quantitativ zu halten; sehr kleine Käferarten (*Acrotrichis* u.a.) und kleine Larven können trotz allem dem Untersucher entgehen. Aber auf jeden Fall scheint es mir klar zu sein, dass die Probeflächenanalysen, die ich auf diese Weise durchgeführt habe, ein gutes Bild von den tatsächlichen Verhältnissen geben und miteinander vergleichbare Werte darstellen.

Bedeutend grössere Schwierigkeiten sind indessen ergeben, wenn es galt eine Methode für quantitative Einsammlung der Insekten innerhalb der Feldschicht der Ufer zu finden. Denn gleicher Weise, wie bei dem Studium der Insekten der Bodenschicht, muss auch die Untersuchung über die Verteilung der einzelnen Arten und über die Insektengesellschaften innerhalb der Feldschicht, auf miteinander vergleichbaren Probeflächen fussen, die quantitativ analysiert werden. Das natürlichste wäre gewesen, die Insekten der Feldschicht innerhalb einer Probefläche gleicher Grösse zu studieren, wie die, die als Einheit beim Studium der Bodenfauna gebraucht wurde, also $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}$ m. Hierbei wäre ein direkter Vergleich zwischen den zwei Komponenten innerhalb der Insektenfauna der Ufer möglich gewesen. Versuche in dieser Richtung habe ich auch durchgeführt, wobei ich mich einer Methode bediente, die besonders von amerikanischen Ökologen praktiziert worden ist (SANDERS & SHELFORD 1922, ROMNEY 1945 u.A.); ein in dem einen Ende offener, hohler Zylinder wird über die Vegetation gestülpt, wonach alle Tiere, die innerhalb des Zylinders geraten sind, betäubt und in Verwahr genommen werden. Meine Versuche fielen jedoch nicht gut aus. Auf Grund der dichten Vegetation, der Beschaffenheit des Erdbodens (die Insekten suchten Schutz in Grasbüscheln, Torf, Schilfrohr u. dgl.), die Schnelligkeit vieler Arten und vor allem die oft sehr erhebliche Anzahl ganz kleiner Insekten, stellte es sich bald heraus, dass diese Methode nicht einmal annähernd ein quantitatives Ergebnis

geben konnte. Ich sah mich deshalb gezwungen, diese prinzipiell sehr ansprechende Methode aufzugeben und entschloss mich die Probeflächen mittels der Keschermethode zu studieren, die mir als die einzige erschien die in diesem Falle zu einigermassen zufriedenstellenden Ergebnissen führen konnte.

Die quantitative Einsammlungsmethode der Insektenfauna innerhalb der Feldschicht, die sich auf einer bestimmten Anzahl von Kescherschlägen basiert, dürfte zum ersten Mal von BREMI (1846) angeführt worden sein. Nachdem die terrestrischen Insektengesellschaften im zweiten Dezennium des zwanzigsten Jahrhunderts bei den Forschern grösseres Interesse fand, ist die Methode recht allgemein zur Anwendung gekommen. Zur Vereinheitlichung in methodischer Hinsicht, z.B. der Anzahl Kescherschläge oder der Anzahl nötiger Parallelproben, hat die allgemeine Anwendung jedoch nicht geführt; die Methode als solche ist oft einer recht scharfen oder sogar herabsetzenden Kritik ausgesetzt worden. Es dürfte sich erübrigen hier näher auf die Behandlung der Art und Weise einzugehen, in welcher die Kescherfangmethode angewandt worden ist, sowie auf die gegen sie gerichtete Kritik, da Zusammenfassungen hierüber schon von vielen Forschern veröffentlicht worden sind (SHELFORD 1929, PALMGREN 1930, FRIEDERICHs 1930, PHILLIPS 1931, KROGERUS 1932, KONTKANEN 1937). ZUBAREVA (1930) und GRAY und TRELOAR (1933) haben beachtenswerte Versuche gemacht um durch variationsstatistische Berechnungen die Anwendbarkeit und die Zuverlässigkeit der Kescherfangmethode festzustellen, wobei besonders die erstere relativ positive Resultate erzielte.

Da es sich für mich galt für oder gegen die Kescherfangmethode Stellung zu nehmen, habe ich all die zahlreichen Literaturangaben, die es in dieser Frage gibt, die Ergebnisse, zu denen ich selbst bei Untersuchung der Zuverlässigkeit der Methode gekommen bin, und, wie oben erwähnt, die Ergebnisse, zu denen eine andere denkbare Methode zur quantitativen Einsammlung von Insekten der Feldschicht geführt hat, in Betracht gezogen. Ich möchte hierbei folgendes hervorheben. Durch diese Methode können absolut quantitative Werte nicht gewonnen werden; die Werte, die man durch eine bestimmte Anzahl Kescherschläge erhält, berechtigen nicht dazu, sie als Grund für produktionsbiologische Berechnungen zu nehmen. Aber unter gewissen Umständen können relativ quantitative Werte erhalten werden, die von grossem Wert für autökologische und synökologische Untersuchungen sein können, wenn es gilt die Verteilung verschiedener Arten innerhalb eines Gebietes festzustellen, oder durch wechselseitige Abundanz verschiedener Arten deren Dominanz oder Konstanz festzustellen, umwieder auf Grund dieser Daten verschiedene Assoziationen aufzustellen. Voraussetzung ist jedoch, dass die Vegetation innerhalb verschiedener Teile des Untersuchungsgebietes von annähernd gleicher Beschaffenheit ist, denn die Einsammlungen mit dem Kescher inner-

halb z.B. einer Schicht von Sträuchern und einer Grasschicht können kaum als vergleichbare Einheiten dienen, dass die Untersuchung immer von ein und derselben Person durchgeführt wird, die gewohnheitsgemäss den Kescher bei jedem Schlag auf die gleiche Art führt, dass die Kescherschläge, die als Einheit dienen genügend viele sind (SANDERS und SHELFORD (1922) bedienen sich nur dreier Kescherschläge als Einheit), sowie dass die äusseren Witterungsverhältnisse beim Nehmen von Proben, die mit einander verglichen werden sollen, gleichartig sind und die Tageszeit die gleiche ist, vorausgesetzt natürlich, dass die Proben nicht als Unterlage für spezielle Studien über die Tagesrhythmik u. dgl. dienen sollen. Meine Untersuchungen sind unter Beachtung obenangeführter Umstände durchgeführt worden. PALMGREN (1932, S. 33) hat gezeigt, dass Versuche, die Insektenfauna von Baumzweigen quantitativ einzusammeln sehr verschieden für die verschiedenen Insektengruppen ausfallen, je nach der Fähigkeit der Tiere, sich an der Unterlage festzuhalten. Bei meinen Untersuchungen sind die Einsammlungen innerhalb einer Krautvegetation gemacht worden, und die Kescherschläge erfolgten mit solcher Kraft, dass die Pflanzenteile in den Kescher hinein gerieten, weshalb ich mir die Annahme gestatte, dass die verschiedenen Insektengruppen in richtigen Proportionen verwahrt wurden. Sämtliche Insekten, die durch 50 Kescherschlägen in der Vegetation gesammelt worden sind, bilden die Insektenbestände, die miteinander verglichen werden sollen. Der von mir angewandte Kescher war 50 cm. tief, der Diameter der Mündung betrug 30 cm. und der Stiel des Keschers 150 cm. Die Untersuchungen sind von den verschiedenen Vegetationszonen ausgehend durchgeführt. Die praktische Ausführung geschah so, dass ich beim Keschern am Strand entlang ging, parallel mit dem Wasserrande, nach 10 Kescherschlägen stehen blieb, die gefangenen Tiere betäubte und aufhob, um danach wieder meinen Weg mit 10 Kescherschlägen fortzusetzen u.s.w. in 5 Serien. Dies hat sich deshalb als notwendig erwiesen damit die zahlreichen Tiere nicht beschädigt werden. Jede Probe ist zwischen 12 und 14 Uhr bei vollem Sonnenschein genommen worden.

Die Vegetationszonen der Ufer bilden also den äusseren Rahmen für das Studium der Insektenfauna der Feldschichten. Hierbei ist jedoch zu bemerken, dass es sich erwiesen hat, dass die Grenzen der natürlichen Insektengesellschaften selten mit den Grenzen der Vegetationszonen zusammenfallen.

Voraussetzung dafür, die Ergebnisse nach der Kescherfangmethode als ausreichend betrachten zu können, ist, dass der Insektenbestand innerhalb der verschiedenen Teile der Zone gleichartig ist. Zur Klarlegung dieser Frage habe ich Serien von Untersuchungen innerhalb verschiedener Strandzonen ausgeführt; die Ergebnisse von zwei dieser Untersuchungsreihen gehen aus den Tabellen 1 und 2 hervor. Die eine Serie umfasst fünf Gruppen von je 10 Kescherschlägen innerhalb verschiedener, nicht aneinander grenzender Teile

Araneae spp.	15.4	11.2	12.5	9.1	13.3
Cymus glandicolor	—	—	—	0.6	—
Cicadina sp. a.	—	—	0.7	0.6	—
— sp. b.	1.1	1.4	—	1.1	—
— sp. c.	4.4	3.5	3.3	5.0	1.7
— sp. d.	2.2	1.4	0.7	0.6	—
— sp. e.	7.7	3.5	4.6	8.5	4.0
— sp. f.	1.1	2.1	0.7	5.0	2.3
— larvae	8.8	6.3	2.6	11.9	4.0
Aphididae sp.	—	2.1	2.0	0.6	1.1
Psylla sp.	—	—	0.7	—	—
Galerucella sp.	—	—	4.0	—	—
Stenus sp.	—	0.7	—	0.6	—
Anisosticta 19-punct.	4.4	0.7	—	—	0.6
Longitarsus sp.	—	—	—	—	0.6
Donacia sp.	—	—	0.7	—	—
Sitona sp.	1.1	0.7	—	—	—
Trichoptera sp.	—	1.4	2.0	2.2	4.6
Bactra furfurana	—	0.7	0.7	0.6	0.6
Empididae spp.	—	—	0.7	0.6	—
Dolichopus spp.	—	0.7	2.0	0.6	0.6
Thrypticus fennicus	1.1	0.7	1.3	2.2	1.1
Campsicnemus sp.	—	—	—	2.8	1.1
Platychirus sp.	2.2	—	—	—	6.9
Phoridae spp.	3.3	0.7	0.7	1.1	—
Sciomyzidae sp.	1.1	2.1	0.7	—	—
Leptocera lutosa	11.0	24.4	14.6	14.7	19.1
Ochthera mantis	—	0.7	—	1.1	—
Scatella stagnalis	—	5.6	2.0	1.7	1.7
Oscinella frit	4.4	6.3	10.0	4.4	7.5
Coenosia spp.	12.1	4.9	7.2	4.4	9.3
Muscidae spp.	—	2.1	2.0	1.1	2.9
Diptera spp.	4.4	3.5	4.6	3.3	4.6
Neosciara sp.	—	1.4	0.7	2.2	2.3
Tipulidae spp.	—	—	0.7	2.8	—
Chironomidae spp.	3.3	2.1	3.3	1.7	2.9
Selandria sp.	—	—	0.7	—	—
Meloboris spp.	3.3	1.4	2.0	2.2	2.3
Ichneumonidae spp.	2.2	1.4	4.6	2.2	1.7
Chalcididae spp.	5.5	5.6	6.7	3.9	2.9
Acrydium subulatum	—	0.7	0.7	—	—
Σ Individuen	91	143	151	177	173

Tabelle 1. Fünf Gruppen von je 10 Kescherschlägen innerhalb verschiedener Teile der Zone II, I t e. Die Zahlen sind Dominanzzahlen. 23. 8. 1937.

Thysanoptera spp.	1.4	1.2	2.2	0.7
Heteroptera sp.	—	—	2.2	0.7
Salda sp.	0.7	—	—	—
Dicraneura flavipennis ..	7.2	7.4	5.4	5.7
Cicadina sp.	0.7	—	1.1	0.7
— larva	1.4	1.9	2.2	1.4
Philaenus spumarius	0.7	—	—	—
Galerucella sp.	0.7	1.2	—	—
Anisosticta 19-punct.	0.7	—	1.1	—
Cyphon sp.	—	0.6	—	—
Limnophilus sp.	2.8	5.0	4.4	0.7
Hydroptilidae sp.	9.3	5.6	7.6	14.4
Nymphula stagnata	—	—	—	0.7
Platychirus sp.	—	1.2	1.1	0.7
Porphyrops elegantula ..	1.4	2.5	—	—
Hercostomus sp.	0.7	—	—	—
Dolichopus sp.	—	—	—	1.4
Thrypticus fennicus	0.7	—	1.1	0.7
Lonchoptera lutea	0.7	—	—	0.7
Dizygomyza lineella	0.7	1.2	3.3	1.4
Sepedon spinipes	3.6	3.1	2.2	2.1
Leptocera lutosa	12.2	29.0	6.5	5.7
Ochthera mantis	2.1	4.4	5.4	1.4
Scatella stagnalis	5.7	2.5	1.1	0.7
Tetanocera sp.	0.7	—	1.1	0.7
Pherbina sp.	—	0.6	—	—
Tetanoceridae sp.	—	—	1.1	—
Elachiptera cornuta	0.7	2.5	1.1	0.7
Caenia sp.	1.4	—	—	—
Dichaeta caudata	0.7	2.5	1.1	—
Chaetosa punctipes	5.0	5.6	3.3	5.0
Trichopalpus fraternus ..	0.7	—	—	—
Coenosia pumila	0.7	1.2	—	—
Muscidae sp.	—	0.6	—	—
Neosciara sp.	2.1	0.6	—	0.7
Tanytarsus sp.	2.1	1.9	2.2	5.7
Chironomidae sp. a.	12.9	8.7	15.2	5.0
— sp. b.	14.4	6.2	19.6	30.2
— sp. c.	1.4	1.2	1.1	2.1
— sp. d.	—	—	1.1	2.1
Tipulidae sp.	0.7	—	—	—
Chalcididae spp.	—	0.6	1.1	3.6
Braconidae spp.	1.4	1.2	1.1	1.4
Tenthredinidae larva sp. a.	0.7	—	3.3	1.4
— larva sp. b.	0.7	—	1.1	0.7
Σ Individuen	139	162	92	139

Tabelle 2. Vier Gruppen von je 10 Kescherschlägen innerhalb verschiedener Teile der Zone II, P p p. Die Zahlen sind Dominanzzahlen. 17. 8. 1946.

der Zone II in L t e, die andere umfasst vier Gruppen von 10 Kescherschlägen innerhalb verschiedener Teile der Zone II in P p p. — Die Tabellen zeigen, dass die Übereinstimmung zwischen dem Insektenbestand innerhalb verschiedener Teile dieser Zonen tatsächlich gross ist. So sind z.B. die dominanten Arten innerhalb fast aller Proben innerhalb derselben Zonen dieselben, und die Dominanzzahlen zeigen auch recht grosse Übereinstimmungen. Die Proben, die ich innerhalb übriger Strandzonen genommen habe, haben auch ähnliche Übereinstimmungen in verschiedenen Teilen aufgewiesen. Es scheint mir also völlig berechtigt das Insektenmaterial, das mit 50 Kescherschlägen innerhalb ein und derselben Zone erhalten wurde, als den einer Assoziation angehörenden Bestand anzusehen. 50 Kescherschläge scheinen mir deshalb eine geeignete Einheit zu sein, weil eine so grosse Anzahl von Schlägen kleinere Verschiedenheiten ausgleichen, die zwischen den verschiedenen Teilen der Zone herrschen. Eine grössere Anzahl von Schlägen hätte wiederum eine allzugrosse Präparations- und Bestimmungsarbeit verursacht.

Die erste Probe innerhalb einer Zone kann genommen werden, wenn die Entwicklung des Strandes so weit fortgeschritten ist, dass die Vegetation innerhalb der betreffenden Zone über der Wasseroberfläche emporragt. Dieses nenne ich *das erste Stadium* der Zone (z.B. Zone I₁). Wenn der Boden der gesamten Zone trockengelegt worden ist, hat sie *das zweite Stadium* erreicht (z.B. Zone I₂), und gleichzeitig befindet sich die unmittelbar aussenvorliegende Zone in ihrem ersten Stadium. Wenn diese letzte ihr zweites Stadium erreicht hat, befindet sich die erstgenannte Zone in ihrem *dritten Stadium* (z.B. Zone I₃), und wenn etwa eine ausserhalb dieser Zonen gelegene Zone trockengelegt worden ist, hat die erste Zone ihr *viertes Stadium* erreicht (Zone I₄). Bei meinen Untersuchungen im Sommer 1938 habe ich eine Probe von jeder Zone in allen ihren verschiedenen Entwicklungsstadien genommen. Im Jahre 1945 sind mit kürzeren Zwischenräumen während des grössten Teiles der Vegetationsperiode Proben genommen worden, weshalb viele Proben von verschiedenen Zonen im Übergangsstadium stammen (z.B. Zone I_{1—2} — wenn der Boden in Zone I teilweise bar gewesen ist).

In Anbetracht der auffallenden Übereinstimmung, die zwischen den Insektenbeständen innerhalb der verschiedenen Teile derselben Zone herrscht, habe ich es nicht für notwendig gehalten, jedes Mal viele Parallelproben zu nehmen um variationsstatistische Berechnungen anzuwenden, sondern habe mich jedes Mal mit einer Probe aus jeder Zone begnügt. Mehrere Parallelproben hätten auch zu einer übermächtigen Präparations- und Determinierungsarbeit geführt.

Viele Forscher, die sich mit quantitativen Untersuchungen dieser Art beschäftigt haben, haben versucht, die Einsammlungsmethoden so zu entwickeln, dass Vergleiche zwischen den Ergebnissen, die durch Keschern, und

denen, die durch Untersuchung einer Fläche von bestimmter Grösse erhalten wurden, möglich sind. Es scheint mir indessen, als ob die erzielten Ergebnisse nicht allzu zuverlässig wären, und in keinem Falle zu einer Generalisierung berechtigten, besonders da sie sich oft auf sehr vage Schätzungen stützen (SMITH 1928, SHACKLEFORD 1929). Die genauesten Angaben in dieser Frage gibt KROGERUS (1932, S. 21), der zu dem Ergebnis gekommen ist, dass ein Fang mit 50 Kescherschlägen (der Diameter der Keschermündung ist 30 cm.) nahezu der Insektenpopulation in der Vegetation auf einem Gebiete von 1 m². entspricht.

Selbst habe ich nicht Gelegenheit gehabt mir eine exakte Auffassung über diese Frage zu bilden, was auf die Natur des Standortes und das sehr reiche und bewegliche Insektenleben zurückzuführen ist. Durch okuläre Besichtigung der Insektenpopulation in der Vegetation innerhalb 1 m². glaube ich doch bemerkt zu haben, dass die Berechnungen von KROGERUS mindestens annähernd auch für die von mir untersuchten Standorte Gültigkeit besitzen. Doch scheint es mir theoretisch nicht berechtigt zu sein, Ergebnisse direkt miteinander gleichzustellen, die durch Anwendung zweier verschiedener quantitativer Methoden mit zweifelsohne verschiedenen Exaktheitsgraden gewonnen wurden. Ich habe es deshalb für angebrachter gehalten, die Bodennauna und die Fauna der Feldschicht je für sich zu behandeln, als auf ziemlich unsicheren Gründen zu versuchen die Ergebnisse zu koordinieren.

Messung der Faktoren, die zusammen das Milieu bilden, in dem die Tiere leben, muss eine der Ausgangspunkte bei jeder ökologischen Forschung darstellen. Diese äusseren Faktoren können in vier Gruppen eingeteilt werden: 1. Allgemeine geographisch-klimatische Faktoren, 2. Vom Standort bedingte, sekundäre klimatische Faktoren, 3. Edaphische Faktoren und 4. Biotische Faktoren. Die erstgenannte Gruppe fällt in der Hauptsache ausserhalb des Rahmens dieser Untersuchung. Die vom Standorte bedingten, klimatischen Faktoren, die vor allem in Frage kommen, sind Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Licht und Wind, die edaphischen wieder Bodenfeuchtigkeit und Bodenreaktion. Im Zusammenhange mit den Felduntersuchungen habe ich eine grosse Anzahl Messungen dieser Faktoren innerhalb verschiedener Teile meiner Untersuchungsgebiete vorgenommen. Eine nähere Beschreibung der verschiedenen Methoden und Instrumente, deren ich mich bei diesen Messungen bedient habe, wie auch der Apparate, die ich bei meinen Laboratoriumexperimenten angewandt habe, um eine tiefere Einsicht in das Verhalten verschiedener Insektenarten gegenüber den ökologischen Faktoren zu erhalten, folgt unten in den betreffenden Zusammenhängen.

Kap. III

Die Insektenfauna innerhalb des Untersuchungsgebietes.

A. Die wichtigsten Arten und ihr Vorkommen in verschiedenen Jahreszeiten.

Flache, vegetationsreiche Seeufer sind Standorte, die vielen Insektenarten optimale Existenzbedingungen bieten. Dies ist nicht nur aus der grossen Individuenzahl einzelner Arten an diesen Standorten ersichtlich, sondern auch daraus, dass die Ufer im Verhältnis zu vielen anderen Standorten gleichen Umfanges, eine auffallend grosse Anzahl Insektenarten beherbergen. Leider ist es nicht möglich, die exakte Zahl der auf meinem Untersuchungsgebiete gefundenen Insektenarten anzuführen, da eine Determination innerhalb aller Gruppen nicht möglich gewesen ist. Die Arten der Gruppen *Thysanoptera* und *Aphididae*, sowie die der Familien *Cynipidae*, *Proctotrupidae*, *Chalcididae* und *Braconidae* innerhalb *Hymenoptera parasitica* konnten nur in geringem Masse bestimmt werden. Dasselbe gilt auch für viele Larvenformen. In den Dipterenfamilien *Phoridae*, *Ceratopogonidae*, *Scatopsidae*, *Cecidomyidae*, *Sciariidae*, *Mycetophilidae* und *Chironomidae* habe ich die Artenzahl auch nicht exakt feststellen können, obwohl in der letztgenannten Familie die meisten Arten determiniert worden sind. — Trotzdem gibt Tabelle 3 einen Begriff über die Reichhaltigkeit der Insektenfauna und über den Anteil der systematischen Gruppen innerhalb derselben was die Artenzahl anbelangt.

	Anzahl Arten		
	Ganzes Gebiet	P p p	L t e
Saltatoria	2	2	1
Thysanoptera	1	1	1
Odonata	13	13	11
Ephemera	2	1	2
Plecoptera	1	—	1
Neuroptera	2	2	2
Trichoptera	22	14	19
Lepidoptera	27	22	24
Diptera	322	256	200
Coleoptera	323	303	180
Hymenoptera	89	64	51
Hemiptera Heter.	37	27	24
Hemiptera Cicadina	42	33	26
Hemiptera Aphididae	2	1	2
Σ	885	739	544

Tabelle 3. Die Anzahl determinierter Insektenarten in den verschiedenen systematischen Gruppen innerhalb des ganzen Untersuchungsgebietes und der beiden Ufer.

Die Totalzahl der determinierten Insektenarten innerhalb des Untersuchungsgebietes beträgt 885. Unter Beachtung des oben über die Möglichkeiten einer Determination in einigen Dipterenfamilien Gesagten, kann festgestellt werden, dass die Gruppe *Diptera* mit der grössten Artenzahl vertreten ist. Danach folgen *Coleoptera* und *Hymenoptera*. Der recht grosse Unterschied hinsichtlich der Artenzahl zwischen P p p und I, t e, beruht sicher teilweise darauf, dass der erstgenannte Strand eingehender untersucht worden ist.

Auf ein vollständiges Verzeichnis über die innerhalb des Untersuchungsgebietes gefundenen Arten muss hier, wegen Platzmangel, verzichtet werden. Im Folgenden werden nur die Arten angeführt, die innerhalb irgendeiner der untersuchten Probeflächen als Dominanten oder Influenten auftreten.

Im Anschluss an PALMGREN (1930, S. 132) und KROGERUS (1932, S. 216) ist später eine Einteilung der Insekten eines Bestandes in drei Dominanzgruppen angewandt worden, Dominanten, Influenten und Rezedenten, wobei bestimmte Prozentzahlen als Grenzen zwischen diesen Gruppen festgestellt worden sind. BRUNDIN (1934, S. 39) und RENKONEN (1938, S. 196—198) betonen, dass die Grenzen zwischen den Dominanzgruppen in casu definiert werden müssen. Letztgenanntes Verfahren scheint mir das richtigere zu sein und ist in dieser Arbeit angewandt worden. Ein Festhalten an im voraus bestimmten Grenzen hätte für die von mir untersuchten Bestände eine Unnatürlichkeit bedeutet. In den meisten Beständen dominieren eine oder eine geringe Anzahl Arten erheblich über alle anderen, sie sind Dominanten. Auch die Grenze zwischen den Influenten und den Rezedenten ist innerhalb der meisten Bestände, die ich untersucht habe, leicht eindeutig festzustellen.

Die Fauna der Bodenschicht.

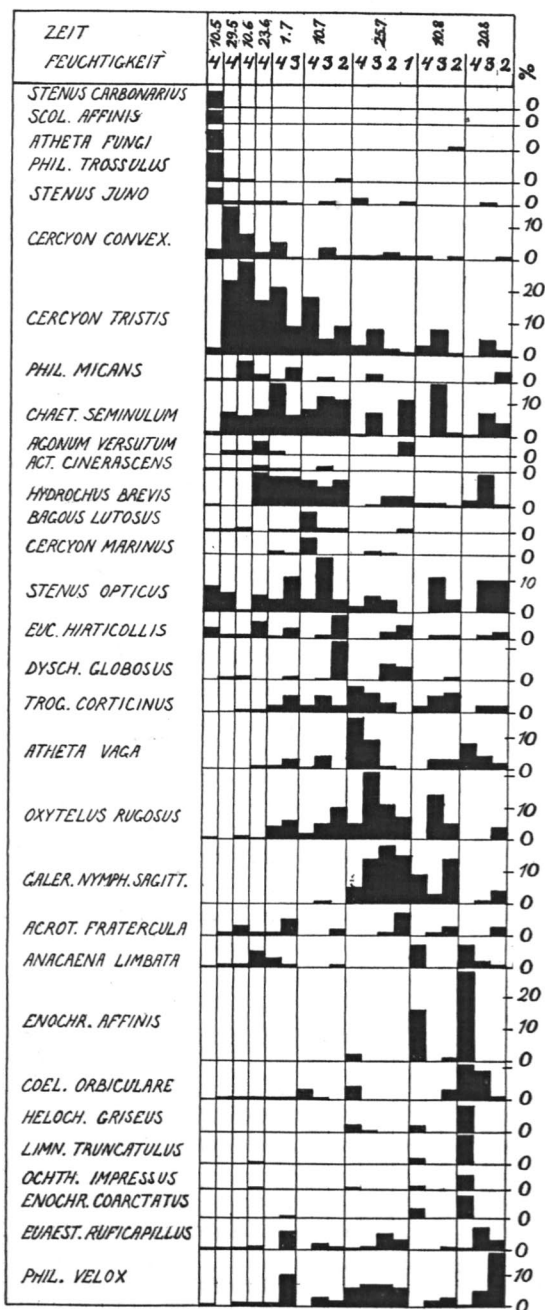
Während der Zeit 7. 5—16. 6. 1944 und 14. 6—26. 8. 1945 sind innerhalb des Gebietes 77 Probeflächen untersucht worden, 65 in P p p und 12 in I, t e. Die Arten, die innerhalb irgend einer dieser Flächen als Dominanten oder Influenten auftreten, und die Erscheinungszeit dieser Arten, sind in Tabelle 4 aufgenommen.

	10.5	29.5	10.6	23.6	1.7	10.7	25.7	10.8	20.8
Coleoptera									
<i>Carabidae</i>									
<i>Blethisa multipunctata</i> L.	—	—	—	+	+	+	—	—	—
<i>Dyschirius globosus</i> Hbst.	—	+	+	—	+	+	+	+	—
<i>Bembidion obliquum</i> Strm.	—	—	—	+	+	+	+	+	+
— <i>Doris</i> Panz.	—	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Oodes helopioides</i> F.	—	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>Trichocellus placidus</i> Gyll.	+	—	—	—	—	—	—	—	—

	10.5	29.5	10.6	23.6	1.7	10.7	25.7	10.8	20.8
<i>Pterostichus minor</i> Gyll.	—	—	+	+	+	+	+	+	+
— <i>diligens</i> Strm.	—	—	+	+	+	+	+	+	—
— <i>nigrita</i> F.	—	—	+	+	+	+	+	+	—
<i>Agonum versutum</i> Gyll.	—	+	+	+	+	—	+	—	—
— <i>viduum</i> Panz.	—	—	+	+	+	+	+	+	—
— <i>Thoreyi</i> Dej.	—	—	+	+	+	+	—	—	—
<i>Ptiliidae</i>									
<i>Ptenidium</i> sp.	—	—	+	+	+	+	—	—	—
<i>Acrotichis grandicollis</i> Mannh. .	—	—	—	—	+	—	—	—	—
— <i>brevipennis</i> Er.	—	—	+	—	+	—	—	+	—
— <i>fratercula</i> Matth.	—	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Staphylinidae</i>									
<i>Trogophloeus corticinus</i> Grav. ..	—	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>Oxytelus rugosus</i> F.	+	—	+	+	+	+	+	+	+
— <i>nitidulus</i> Grav.	—	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>Stenus Juno</i> F.	+	+	+	+	+	+	+	—	+
— <i>scrutator</i> Er.	—	—	—	—	+	+	+	—	+
— <i>boops</i> Ljungh.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
— <i>argus</i> Grav.	+	—	—	—	+	+	—	+	+
— <i>cautus</i> Er.	+	—	—	+	+	+	+	+	—
— <i>pumilio</i> Er.	—	+	—	+	+	+	+	+	—
— <i>carbonarius</i> Gyll.	+	—	—	—	—	—	—	—	—
— <i>scabriculus</i> J. Sahlb.	+	—	—	+	+	+	+	+	+
— <i>opticus</i> Grav.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
— <i>cicindeloides</i> Schall.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Euaesthetus ruficapillus</i> Boisd. .	+	+	+	+	+	+	+	+	+
— <i>laeviusculus</i> Mannh.	—	—	—	—	+	+	+	+	—
<i>Paederus riparius</i> L.	—	+	+	+	+	+	—	+	—
<i>Lathrobium fennicum</i> Renk. ..	—	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cryptobium fracticorne</i> Payk. ..	+	+	+	—	+	+	+	—	+
<i>Actobius cinerascens</i> Grav.	+	+	+	+	+	+	—	—	—
<i>Philonthus corvinus</i> Er.	—	+	+	+	+	—	+	+	+
— <i>quisquiliarius</i> Gyll.	—	—	—	+	+	+	+	+	+
— <i>micans</i> Grav.	+	+	+	+	+	+	+	—	+
— <i>trossulus</i> Nordm.	+	+	+	—	—	+	—	—	—
— <i>velox</i> Sharp.	+	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>Conosomus pedicularius</i> Grav. .	+	+	—	—	+	—	—	—	—
<i>Deinopsis erosa</i> Steph.	—	—	+	+	+	—	+	—	+
<i>Gymnusa brevicollis</i> Payk.	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Myllaena dubia</i> Grav.	—	+	—	+	+	+	+	+	—
— <i>minuta</i> Grav.	—	—	—	—	+	+	—	+	+
<i>Tachyusa atra</i> Grav.	—	—	—	+	+	+	+	—	+
<i>Amischa analis</i> Grav.	+	—	+	—	—	—	+	+	+
<i>Sipalia circellaris</i> Grav.	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Atheta vaga</i> Heer.	—	—	—	+	+	+	+	+	+
— <i>elongatula</i> Grav.	—	—	—	—	—	+	+	—	—
— <i>hygrobia</i> Muls.	—	—	+	—	—	—	—	—	—

	10.5	29.5	10.6	23.6	1.7	10.7	25.7	10.8	20.8
— graminicola Grav.	+	—	—	—	+	—	—	+	+
— fungi Grav.	+	—	—	—	—	—	—	+	—
Ocyusa maura Er.	+	+	+	+	+	+	+	+	—
<i>Pselaphidae</i>									
Brachygluta fossulata Reich. ..	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Scydmaenidae</i>									
Euconnus hirticollis Illig.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hydrophilidae</i>									
Ochthebius impressus Marsh. ..	—	—	—	+	—	—	+	+	+
Limnebius truncatulus Thoms. .	—	—	—	+	—	—	—	+	+
Hydraena riparia Kugel.	—	—	—	—	—	—	—	+	+
Helophorus brevipalpis Bed. ..	—	—	—	—	+	—	+	+	—
Hydrochus brevis Hbst.	+	—	—	+	+	+	+	+	+
Coelostoma orbiculare F.	—	+	+	+	+	+	+	+	+
Cercyon ustulatus Preysl.	—	—	—	—	+	—	—	—	—
— marinus Thoms.	—	—	—	—	+	+	+	—	—
— tristis Illig.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
— convexusculus Steph.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Anacaena limbata F.	+	+	+	+	+	+	—	+	+
Helochares griseus Fabr.	—	—	—	—	—	—	+	+	+
Enochrus affinis Thunb.	—	—	—	—	—	—	+	+	+
— coarctatus Gredl.	—	—	—	—	+	—	—	+	+
Chaetarthria seminulum Hbst. .	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Chrysomelidae</i>									
Chrysomela polita L.	—	—	—	+	—	+	+	—	+
Phytodecta pallida L.	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Galerucella nymphaeae sagittariae Gyll.	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Chalcoides fulvicornis F.	+	—	+	—	—	—	—	—	—
Chaetocnema aerea Letzn. ...	+	+	+	—	—	—	—	—	+
<i>Curculionidae</i>									
Bagous lutosus Gyll.	+	+	+	—	+	+	+	—	—
— lutulentus Gyll.	+	+	—	—	—	+	+	+	—
Phytobius canaliculatus Fährs. .	—	—	—	+	+	—	+	+	—
Hemiptera									
<i>Hebridae</i>									
Hebrus ruficeps Thoms.	+	+	+	+	+	+	—	+	+
<i>Lygaeidae</i>									
Scolopostethus affinis Schill. ...	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Hymenoptera									
<i>Formicidae</i>									
Lasius niger L.	—	+	+	—	—	—	+	+	—
Formica sp.	—	—	—	—	—	+	—	—	—

Tabelle 4. Die Dominanten und Influenten der Fauna der Bodenschicht und ihr Vorkommen zu verschiedenen Zeiten der Vegetationsperiode.



Diagr. 3. Die Dominanten der Bestände der Bodenschicht 1944—45. — Senkrechte Achse: Mitteldominanz in 3—6 Probestellen. Waagerechte Achse: Untersuchungszeiten und Feuchtigkeitszonen.

Diagramm 3 umfasst alle Arten, die innerhalb irgendeiner Probestelle die Stellung eines Dominanten erreichen. Bei jeder einzelnen Untersuchung sind 3—6 Probestellen innerhalb der verschiedenen Feuchtigkeitszonen untersucht worden (vgl. S. 51; Anfang des Sommers existiert nur die feuchteste Zone); die Mitteldominanz der verschiedenen Arten innerhalb jeder Feuchtigkeitszone ist im Diagramm veranschaulicht worden.

Ich will hier nur in aller Kürze einige Züge hervorheben, die vor allem die Bod fauna der Ufer zu den verschiedenen Jahreszeiten kennzeichnen. Im übrigen kann das Wesentlichste der Tabelle und dem Diagramm entnommen werden.

Der Frühlingsaspekt wird hauptsächlich von drei Staphylinidenarten gekennzeichnet: *Philonthus trossulus*, *Stenus carbonarius* und *Atheta fungi*. Im übrigen können vor allem negative Züge hervorgehoben werden: die Mehrzahl der Carabiden und Hydrophiliden sowie viele Staphyliniden kommen zu dieser Zeit auf dem Strande nicht vor.

Der Vorsommeraspekt wird durch reiche Insektenbestände gekennzeichnet, innerhalb welcher vor allem die

Hydrophiliden *Cercyon tristis*, *C. convexiusculus* und *Chaetarthria seminulum* dominieren. Carabiden und Staphyliniden sind reich vertreten.

Der Hochsommeraspekt erhält sein Gepräge vor allem durch *Galerucella nymphaeae sagittariae* und eine Menge von Staphyliniden, unter denen *Stenus opticus*, *Oxytelus rugosus*, *Philonthus velox*, *Trogophloeus corticinus* und *Atheta vaga* am meisten dominieren. Der Anteil der Carabiden und der Hydrophiliden in den Beständen ist kleiner geworden.

Der Spätsommeraspekt wird hauptsächlich innerhalb der feuchtesten Gebiete des Ufers durch die Hydrophiliden *Enochrus affinis*, *E. coarctatus*, *Limnebius truncatulus*, *Helochaeres griseus*, *Ochthebius impressus* und *Coelostoma orbiculare* gekennzeichnet. Die Staphyliniden *Stenus opticus* und *Philonthus velox* geben den Beständen auf trockenerem Boden das Gepräge.

Die mittlere Arten- und Individuendichte während der verschiedenen Aspekte gehen aus der Tabelle 5 hervor.

Die Bodenschicht

		10. 5	29. 5	10. 6	23. 6	1. 7	10. 7	25. 7	10. 8	20. 8	
		F ₄	F ₄	F ₄	F ₄	F ₄ F ₃	F ₄ F ₃ F ₂	F ₄ F ₃ F ₂ F ₁	F ₄ F ₃ F ₂	F ₄ F ₃ F ₂	
PPP	Arten- dichte .	30	34	42	26	26 24	15 21 10	24 16 19 14	16 12 18	11 13 17	
	Indivi- duen- dichte .	72	335	215	80	84 69	36 58 20	54 52 43 33	43 29 36	55 24 28	
						6. 6	12. 6	23. 6	5. 7	27. 7	16. 8
						F ₄	F ₄	F ₄	F ₄ F ₃	F ₄ F ₃ F ₂	F ₄ F ₃ F ₂
LTE	Artendichte	23	46	24	20 25	16 23 11	13 17 14				
	Individuendichte	84	303	94	34 97	43 36 25	76 45 34				

Die Fauna der Feldschicht.

Während der Sommer 1938 und 1945 sind insgesamt 36 Proben innerhalb der verschiedenen Vegetationszonen der Ufer genommen worden, 1938 wurden in P p p 9 Proben genommen, 5 in L t e; im Jahre 1945 waren die entsprechenden Ziffern 16 und 6. Sämtliche in diesen Proben vorkommenden Dominanten und Influenten und die Zeit für deren Vorkommen sind in der Tabelle 6 aufgenommen.

	23. 6	29. 6	4. 7	17. 7	29. 7	10. 8	22. 8	7. 9
Thysanoptera								
Haplothrips aculeatus Fabr.	—	—	—	+	+	+	+	+
Odonata								
Lestes sponsa Hansem.	—	—	+	+	+	—	+	—
Ischnura elegans v.d. Lind.	—	—	—	+	+	—	—	—
Trichoptera								
Hydroptilia sp.	—	—	—	—	+	+	+	—
Orthotrichia sp.	—	—	—	—	+	—	—	—
Mystacides azurea L.	—	—	—	—	+	—	—	—
Trienodes bicolor Curt.	—	—	+	—	+	—	—	—
Oecetis lacustris Pict.	—	—	+	+	+	+	—	—
Limnophilus fuscineris Zett.	—	—	+	—	+	+	+	+
Lepidoptera								
Nymphula stagnata Don.	—	—	—	+	+	+	—	—
Diptera								
<i>Tabanidae</i>								
Chrysops rufipes Meig.	—	—	—	+	+	—	—	—
<i>Empididae</i>								
Bicellaria sp.	+	+	+	—	—	—	—	—
<i>Dolichopodidae</i>								
Dolichopus nitidus Fall.	—	—	—	+	+	+	+	—
— simplex Meig.	+	+	+	+	+	+	—	—
— plumipes Scop.	—	+	+	+	+	—	+	—
Hercostomus aerosus Fall.	+	+	+	+	—	—	—	+
Porphyrops elegantula Meig.	+	+	+	+	+	—	+	—
Xiphandrium monotrichum Loew. .	+	+	+	—	—	—	—	—
Thrypticus fennicus Beck.	—	—	+	+	+	+	+	—
<i>Lonchopteridae</i>								
Lonchoptera lutea Panz.	+	—	+	—	+	+	+	+
<i>Syrphidae</i>								
Platychirus clypeatus Meig.	+	+	+	+	+	+	+	—
<i>Agromyzidae</i>								
Dizygomyza lineella Zett.	—	+	+	+	+	+	+	+
Liriomyza virgo Zett.	+	—	+	—	—	+	—	—
<i>Sepsidae</i>								
Enicita annulipes Meig.	—	+	—	+	—	—	—	—

	23. 6	29. 6	4. 7	17. 7	29. 7	10. 8	22. 8	7. 9
<i>Sciomyzidae</i>								
<i>Dichrochira nigrimana</i> Meig.	—	—	—	—	+	—	+	+
<i>Pherbellia Schönherri</i> Fall.	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Hydromyia dorsalis</i> Fabr.	+	+	+	+	—	—	—	—
<i>Sepedon spinipes</i> Scop.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Borboridae</i>								
<i>Leptocera lutosa</i> Stenh.	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>Limosina mirabilis</i> Coll.	+	+	+	+	+	+	+	+
— <i>humida</i> Hal.	+	+	+	+	+	+	—	—
<i>Ephydriidae</i>								
<i>Notiphila annulipes</i> Stenh.	+	+	+	+	+	—	—	—
<i>Psilopa nitidula</i> Fall.	+	+	+	+	+	+	+	+
— <i>polita</i> Macq.	—	+	+	+	+	+	+	—
— <i>nigritella</i> Stenh.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hydrellia pilitarsis</i> Stenh.	+	+	+	+	+	+	+	—
— <i>baltica</i> Frey.	—	+	+	+	+	+	—	—
— <i>concolor</i> Stenh.	—	—	—	+	+	+	—	—
— <i>mutata</i> Zett.	—	—	+	+	+	—	—	—
— <i>griseola</i> Fall.	+	+	+	+	+	+	+	—
— <i>albiceps</i> Meig.	+	—	—	+	—	+	—	—
— <i>diadema</i> Frey	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Caenia fumosa</i> Stenh.	—	+	+	—	—	—	—	—
— <i>palustris</i> Fall.	+	+	+	+	+	+	—	—
<i>Scatella stagnalis</i> Fall.	+	+	+	+	+	+	+	—
<i>Chloropidae</i>								
<i>Elachiptera cornuta</i> Fall.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Eriolus sudeticus</i> Beck.	—	+	—	+	+	—	+	+
<i>Oscinella frit</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Diplotoxa messoria</i> Fall.	—	—	—	—	+	—	+	—
<i>Cordyluridae</i>								
<i>Cordylura aberrans</i> Beck.	+	+	+	—	—	—	—	—
<i>Chaetosa punctipes</i> Meig.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Muscidae</i>								
<i>Coenosia pumila</i> Fall.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lispocephala erythroceras</i> R.-D.	+	+	+	+	+	+	+	—
<i>Hylemyia dissecta</i> Meig.	+	—	+	+	+	—	—	—
<i>Acroptena divisa</i> Meig.	+	+	+	+	+	—	—	—
— <i>Wierzejskii</i> Mik.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Chironomidae</i>								
<i>Cricotopus</i> sp.	+	—	—	+	+	+	+	+
<i>Orthocladus</i> sp.	—	—	+	+	—	—	+	+
<i>Smittia trilobata</i> Edw.	—	—	+	—	—	+	—	—
<i>Chironomus</i> sp.	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Tanytarsus heusdensis</i> Goetgh.	—	—	—	—	+	—	—	—
— <i>manus</i> Walk.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Chironomidae</i> sp.	—	—	—	—	—	—	+	—
— sp.	—	—	+	—	—	—	—	—

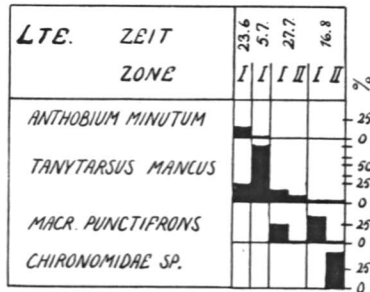
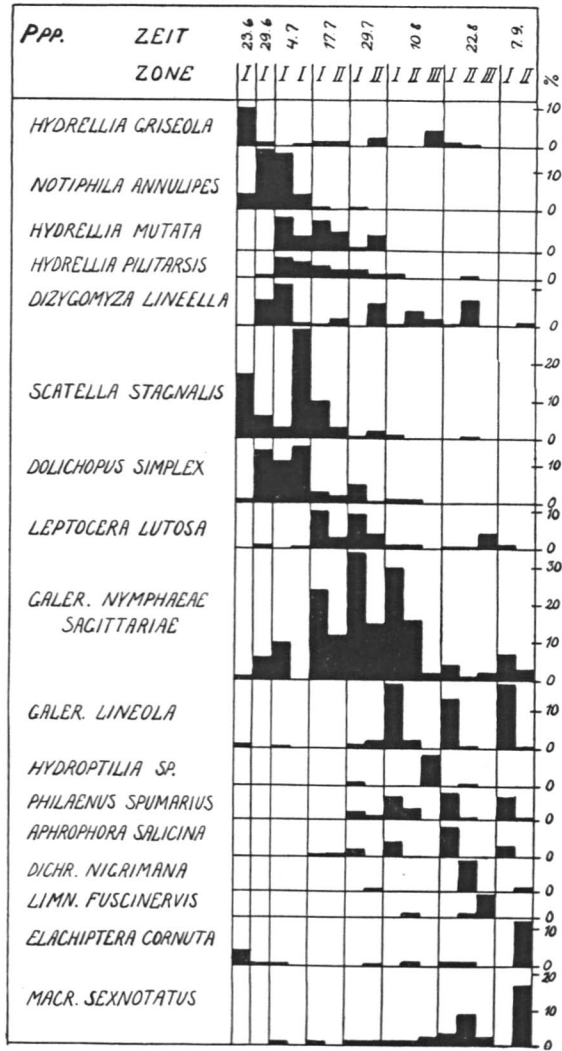
	23. 6	29. 6	4. 7	17. 7	29. 7	10. 8	22. 8	7. 9
Coleoptera								
<i>Anthobium minutum</i> F.	+	+	+	—	—	—	—	—
<i>Stenus cicindeloides</i> Schall.	+	+	+	—	+	—	+	—
<i>Anisosticta 19-punctata</i> L.	+	+	+	+	—	+	+	+
<i>Donacia dentata</i> Hoppe.	—	—	—	—	—	+	—	—
— <i>thalassina</i> Germ.	+	+	+	+	—	—	—	—
<i>Galerucella lineola</i> F.	+	—	+	—	+	+	+	+
— <i>nymphaeae sagittariae</i> Gyll.	+	+	—	+	+	+	+	+
— <i>calmariensis</i> L.	+	+	—	—	—	+	+	+
— <i>tenella</i> L.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Aphthona lutescens</i> Gyll.	+	—	—	—	+	+	+	—
<i>Longitarsus succineus</i> Foud.	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Sitona suturalis</i> Steph.	—	—	—	—	—	—	+	+
Hymenoptera								
<i>Braconidae</i>								
<i>Dacnusa</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tenthredinidae</i>								
<i>Tenthredinidae</i> sp. larva	—	—	—	—	—	+	+	+
<i>Tenthredinidae</i> sp. larva	—	—	—	+	+	+	—	—
Hemiptera								
<i>Heteroptera</i>								
<i>Saldula saltatoria</i> L.	+	+	+	—	—	+	—	—
<i>Lygus pratensis</i> L.	—	—	—	—	—	+	+	+
<i>Teratocoris paludum</i> J. Sahlb.	—	—	—	—	—	+	+	+
<i>Dolichonabis limbatus</i> Dahlb.	—	—	—	—	—	+	+	+
<i>Rhopalus maculatus</i> Fieb.	—	—	+	—	—	+	+	+
<i>Cicadina</i>								
<i>Aphrophora salicina</i> Goeze.	—	—	—	+	+	+	+	+
<i>Philaenus spumarius</i> L.	—	—	—	—	+	+	+	+
<i>Macrosteles sexnotatus</i> Fall.	—	+	+	+	+	+	+	+
— <i>viridigrisea</i> Edw.	—	—	—	—	—	—	+	+
— <i>punctifrons</i> Fall.	—	—	—	—	+	+	+	+
<i>Balclutha punctata</i> Thunb.	—	—	—	—	+	+	+	+
<i>Deltocephalus pascuellus</i> Fall.	—	—	—	—	—	+	+	+
<i>Limotettix striola</i> Fall.	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>Empoasca smaragdula</i> Fall.	—	—	—	—	+	+	—	—
<i>Notus flavipennis</i> Zett.	—	—	—	+	—	+	+	+
<i>Megamelus notula</i> Germ.	—	—	—	—	+	+	+	—
<i>Calligypona pellucida</i> Fabr.	+	+	+	—	+	—	+	—
<i>Psylla</i> sp.	+	—	—	—	—	+	—	—
<i>Aphidina</i>								
<i>Aphididae</i> sp.	+	—	+	—	+	—	—	—
<i>Aphididae</i> sp.	—	—	—	—	—	—	+	—

Tabelle 6. Die Dominanten und Influenten der Fauna der Feldschicht und ihr Vorkommen zu verschiedenen Zeiten der Vegetationsperiode.

Die im Jahre 1945 als Dominanten auftretenden Arten gehen aus Diagramm 4 hervor. Hinsichtlich der Verschiedenheiten in der Dominanz der Arten in den Jahren 1938 und 1945 wird auf die Darstellung auf den Seiten 46—47 verwiesen. Die dunklen Säulen im Diagramm veranschaulichen die Dominanz der Arten innerhalb der verschiedenen Vegetationszonen zur Zeit der verschiedenen Probenahmen.

Der Vorsommeraspekt in P p p wird hauptsächlich durch die Dipteren gekennzeichnet, unter denen *Scatella stagnalis*, *Notiphila annulipes*, *Hydrellia griseola* und *Dolichopus simplex* dominieren. Auch viele andere Arten der Familien *Dolichopodidae* und *Ephydriidae* erzielen recht hohe Dominanzzahlen.

Der Hochsommeraspekt wird innerhalb der feuchtesten Teile des Ufers hauptsächlich durch die Dipteren *Scatella stagnalis*, *Leptocera lutosa*, *Hydrellia pilularis* und *H. mutata* gekennzeichnet. Innerhalb des ganzen Strandgebietes ist *Galerucella nymphaeae sagittariae* die unbedingt dominierende Art. Auch *Galerucella lineola* tritt mit recht hoher Dominanz auf.



Diagr. 4. Die Dominanten der Bestände der Feldschicht (1945). — Senkrechte Achse: Die Dominanz in Prozenten. Waagerechte Achse: Untersuchungszeiten und Vegetationszonen.

Der Spätsommeraspekt erhält sein Gepräge durch die Cicadinen *Philaenus spumarius*, *Aphrophora salicina*, *Macrosteles sexnotatus* und die Dipteren *Elachiptera cornuta* und *Dichrochira nigrimana*. Auch *Galerucella lineola* ist immer noch recht dominant.

In L t e werden alle Aspekte durch *Tanytarsus manicus* charakterisiert. Mit hoher Dominanz kommen weiter *Anthobium minutum*, *Cicadula punctifrons*, *Galerucella lineola* und *Chironomidae* sp. vor.

Die mittlere Arten- und Individuendichte während der verschiedenen Aspekte gehen aus Tabelle 5 hervor. Die Zahlenwerte, die die Artendichte darstellen, sind nicht exakt, da ein kleiner Teil der Arten der Feldschicht nicht determiniert worden ist.

B. Der Anteil der systematischen Gruppen in der Insektenfauna.

Wie aus dem obengesagten hervorgeht sind die Artenbestände der Ufer im Laufe der Vegetationsperiode bedeutenden Schwankungen ausgesetzt. Die Saisonvariationen in der Fauna der Feldschicht sind deshalb besonders auffallend, weil Vertreter der verschiedenen Insektenordnungen die verschiedenen Aspekte charakterisieren, während die Coleopteren während der ganzen Vegetationsperiode die Fauna der Bodenschicht absolut dominieren. Diagramm 5 veranschaulicht den prozentualen Anteil der vier am zahlreichsten vertretenen systematischen Gruppen, *Diptera*, *Coleoptera*, *Cicadina* und *Hymenoptera parasitica* an den Insektenbeständen innerhalb der verschiedenen Vegetationszonen des Untersuchungsgebietes im Laufe der Vegetationsperiode der Jahre 1938 und 1945.

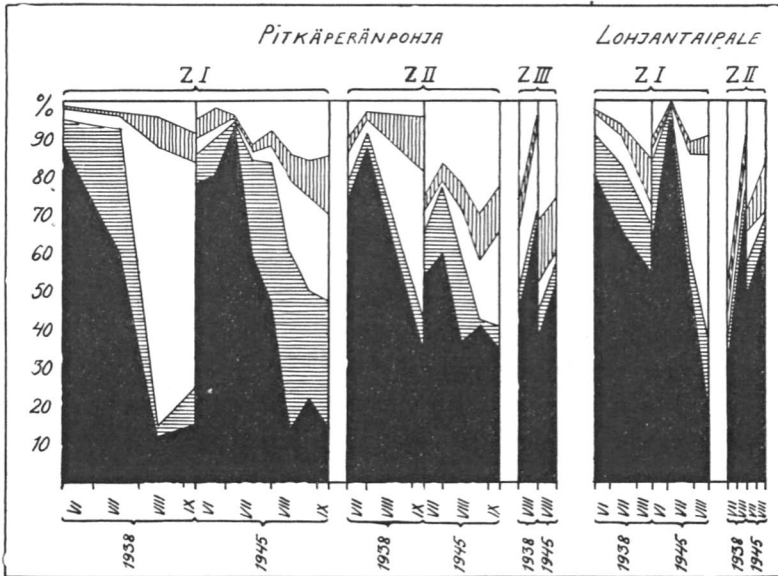
Das Diagramm zeigt folgendes:

1. Der prozentuale Anteil der 4 Insektengruppen an den Insektenbeständen innerhalb der verschiedenen Vegetationszonen ist in den Jahren 1938 und 1945 übereinstimmend.

2. Der Vorsommeraspekt innerhalb der Zone I an den beiden untersuchten Ufern wird ganz von Dipteren dominiert. Im Jahre 1938 ist die Dominanz der Dipteren im früheren Vorsommeraspekt am grössten, im Jahre 1945 im späteren. Im Hochsommeraspekt spielen die Dipteren in P p p eine völlig untergeordnete Rolle, um wieder im Spätsommeraspekt einen etwas bedeutenderen Teil des Bestandes auszumachen. In L t e ist der Anteil der Dipteren im Spätsommeraspekt am geringsten.

Innerhalb der Zone II (P p p) ist der Anteil der Dipteren an den Beständen im Hochsommeraspekt am grössten, im Spätsommeraspekt am kleinsten.

Innerhalb der Zone III (P p p) und der Zone II (L t e) ist der Anteil der Dipteren an den Beständen im Hochsommeraspekt am kleinsten, im Spätsommeraspekt am grössten.



Diagr. 5. Der prozentuale Anteil der systematischen Gruppen am Insektenbestand der Feldschicht in den Jahren 1938 und 1945. Schwarz = *Diptera*. Waagrecht schraffiert = *Coleoptera*. Weiss = *Cicadina*. Senkrecht schraffiert = *Hymenoptera Parasitica*. Weiss oben = Übrige Gruppen.

3. Die Coleopteren sind in der Zone I in P p p am stärksten vertreten. Im allgemeinen spielen sie im Hochsommeraspekt die grösste Rolle.

4. Die Cicadinen stellen im Vor- und Hochsommeraspekt sehr unansehnliche Bestandteile dar, während sie in den Spätsommeraspekten der meisten Zonen mehr dominierend sind. In den äussersten Zonen beider Ufer sind sie von recht untergeordneter Bedeutung.

5. Der Anteil der Schlupfwespen an den Insektenbeständen ist kleineren Schwankungen unterworfen, als die obengenannten Gruppen. Jedoch sind sie im Spätsommeraspekt am reichlichsten vertreten.

6. Ein Vergleich zwischen den Diagrammen der Zonen I und II in P p p zeigt, dass der Wechsel der Insektenfauna während der Vegetationsperiode, was den Anteil der systematischen Gruppen betrifft, in diesen beiden Zonen auffallend gleich sind.

7. Eine ähnliche Übereinstimmung herrscht zwischen Zone III, P p p und Zone II, L t e.

Die in Punkt 1 genannte Tatsache, dass auffallende Ähnlichkeit betreffend des Anteils der systematischen Gruppen an den Insektenbeständen in den Jahren 1938 und 1945 herrscht, weist meines Erachtens darauf hin, dass dieser Wechsel für die genannten Standorte regelmässig kennzeichnend sind, und von den besonderen äusseren Verhältnissen bedingt werden, die hier vor-

herrschend sind. Gleichartige Untersuchungen sind von KONTKANEN (1937) in Finnland angestellt worden; die Prüfung seiner Ergebnisse zeigt, dass grosse Verschiedenartigkeiten in dieser Hinsicht zwischen Standorten verschiedener Art herrschen, ja sogar zwischen Standorten von nahe verwandtem Typ. Man muss also davon ausgehen, dass die Ergebnisse, zu denen ich gekommen bin, nur den besonderen Standort charakterisieren, den ich untersucht habe. Gemeinsam für die Fauna der meisten Standorte dürfte doch die starke Dominanz der Dipteren im Vorsommeraspekt sein, und die Dominanz der Schlupfwespen und Cicadinen im Spätsommeraspekt (vgl. KONTKANEN 1937, S. 34—40).

Die herrschende Übereinstimmung zwischen den Jahren 1938 und 1945, scheint von noch grösserer Bedeutung zu sein, wenn in Betracht gezogen wird, dass die am stärksten dominierenden Arten teilweise verschieden, aber in ökologischer Hinsicht in den beiden Jahren miteinander verwandt sind (vgl. die Seiten 46—47). Hierdurch wird meines Erachtens der vom Standorte bedingte Rhythmus im Wechsel der Zusammensetzung der Insektenfauna, noch deutlicher gekennzeichnet. Eine recht merkbare Verschiedenheit herrscht während der beiden Jahre zwischen Zone I und Zone II in P p p. Im Jahre 1938 trat der Cicadine *Macrosteles sexnotatus* mit sehr hoher Abundanz auf, daher der grosse Anteil Cicadinen in der Fauna. In diesem Jahr war der Anteil der Coleopteren, hauptsächlich von *Galerucella nymphaeae sagittariae* bedingt, sehr gering. Im Jahre 1945 trat *M. sexnotatus* mit bedeutend niedrigerer Abundanz auf, statt dessen entwickelte *G. nymphaeae sagittariae* einen grossen Individuenreichtum. Beide kommen als Phytophagen auf denselben Ufergewächsen vor. Der gemeinsame prozentuale Anteil dieser Arten in der Fauna ist in beiden Jahren im grossen ganzen unverändert. — Ein ähnliches Verhältnis herrscht zwischen einigen Dipterenarten, die im Vorsommeraspekt die Hauptmasse des Dipterenbestandes ausmachen; verschiedene Arten ersetzen einander in den beiden Jahren, aber ihr gemeinsamer Anteil an der Fauna ist im grossen ganzen unverändert (vgl. S. 47).

Dass der Anteil der Cicadinen und Coleopteren im Hochsommer- und Spätsommeraspekt am grössten ist, ist selbstverständlich. Die Larvenformen der Cicadinen und der Hauptteil der Coleopteren sind Phytophagen, und beginnen ihre Entwicklung erst Anfang Juli, wenn die Vegetation über die Wasseroberfläche reicht. Die Mehrzahl der Larvenformen der Dipteren (Ephydriden, Dolichopodiden, Agromyziden, Sciomyziden) leben als Minierer in Wasserpflanzen oder in feuchter Erde; deren Entwicklung erfolgt deshalb unabhängig von der Vegetation der Ufer. Die auf der Landvegetation lebenden Dipterenarten (vor allem die Chloropiden) gehören meistens dem Spätsommeraspekt an. Dass die Schlupfwespen an diesem Standorte am reichlichsten im Spätsommeraspekt auftreten, wird wahrscheinlich dadurch erklärt, dass die Mehrzahl

derselben (zu der Unterfamilie *Dacnusiinae* gehörend) parasitisch auf den zu dieser Zeit am reichlichsten vorkommenden Fliegenlarven leben.

Der Anteil der Dipteren an den Insektenbeständen der verschiedenen Zonen zu den verschiedenen Jahreszeiten (Punkt 2, Seite 40) zeigt auch ein recht interessantes Verhältnis. Die Ursache, weshalb die Dipteren der Zone I für das Vorsommeraspekt besonders kennzeichnend sind ist, dass die grosse Mehrzahl von Fliegenarten, und besonders die hochabundanten Arten (*Dolichopus*-, *Notiphila*-, *Hydrellia*-, *Scatella*- und *Leptocera*-Arten, gleich am Wasserande am zahlreichsten vorkommen (vgl. Diagramm 8, S. 69), dagegen aber mit niedrigerer Abundanz in der über der Wasseroberfläche emporragende Vegetation und in der Vegetation auf trockenerem Boden. Im Vorsommer befindet sich die Wasserlinie in Zone I, im Hochsommer in Zone II und im Spätsommer in oder nahe an Zone III. Im Einklang hiermit steht das in Punkt 2 angeführte Verhältnis, dass die Dominanz der Dipteren in Zone I (P p p) im Jahre 1938 im früheren, im Jahre 1945 im späteren Vorsommeraspekt am grössten ist. Im Jahre 1938 befand sich die Wasserlinie zur Zeit des früheren Vorsommeraspektes in Zone I, im Jahre 1945 zur Zeit des späteren Aspektes (Diagramm 2).

Die in Punkt 6 genannte Übereinstimmung im Wechsel der Insektenfauna innerhalb der Zonen I und II in P p p, in denen die Vegetation ganz verschieden ist, lässt sich wahrscheinlich durch die gleichartige Entwicklung, die diese beiden Zonen während der Vegetationszeit durchmachen, erklären (vgl. S. 18). Auch dies ist ein Beleg dafür, dass es die im Laufe des Sommers am Strande herrschenden besonderen Verhältnisse sind, welche den charakteristischen Wechsel in der Zusammensetzung der Fauna verursachen.

Schliesslich möchte ich den in Punkt 7 genannten Umstand zur Diskussion bringen, dass eine grosse Ähnlichkeit zwischen den äussersten Zonen der beiden Untersuchungsgebiete hinsichtlich des Anteiles der systematischen Gruppen in der Zusammensetzung der Fauna während verschiedener Jahreszeiten herrscht. Diese markante Ähnlichkeit ist umso bemerkenswerter, wenn man bedenkt dass die Artenbestände der beiden Ufer völlig verschieden sind. Ebenso ist die Vegetation gänzlich verschieden (vgl. S. 14 u. 16). Die Ursache hierfür ist meines Erachtens in den gleichartigen Existenzmöglichkeiten zu suchen, die diese beiden Zonen bieten. In beiden Fällen eine einseitig zusammengesetzte, recht spärliche Vegetation zwischen der, wenn die Zone nicht überschwemmt ist, der Boden zum grössten Teil bar liegt (spärliche niedrige Vegetation, keine Moosdecke); in beiden Fällen ist auch die Überschwemmungsperiode von langer Dauer. Weder *Equisetum limosum* noch *Scirpus palustris* haben ja eine eigentliche Blattfläche, die den Tieren Schutz bieten oder ihren Schatten auf den Boden werfen könnte.

C. Ein Vergleich zwischen der Insektenfauna der untersuchten Ufer.

Trotz grosser Ähnlichkeiten in der Fauna gibt es Arten, die nur für das eine Ufer kennzeichnend sind, darunter allgemeine und auffallende Arten, die nicht übersehen werden können.

Dass die festgestellte Artenzahl in P p p grösser ist als in L t e beruht sicher nicht nur auf verschiedener Einsammelungsintensität. Folgende Umstände tragen wahrscheinlich hierzu bei:

1. P p p ist gegen Süden exponiert, L t e gegen Osten. Die Temperaturverhältnisse sind deshalb in P p p günstiger für thermophile Arten.
2. P p p hat eine grössere Ausdehnung als L t e.
3. Die Vegetation in P p p ist dichter als in L t e. An letztgenanntem Ufer gibt es vegetationsfreie Abschnitte.

4. Der Erdboden in P p p besteht aus Ton, in L t e aus mit Sand bemengtem Ton oder Tongyttja. Viele Käferarten der Bodenfauna verlangen reinen Tonboden um gedeihen zu können.

Unten werden die augenfälligsten Verschiedenheiten in der Insektenfauna der beiden Ufer angeführt.

Folgende, die Bodenfauna in P p p kennzeichnenden Carabidenarten fehlen in L t e:

Chlaenius tristis
— nigricornis
Badister dilatatus
— peltatus
Pterostichus gracilis

Alle diese Arten verlangen Standorte mit weichem Tonboden und hoher, dichter Vegetation (vgl. LINDROTH 1945). Es ist wahrscheinlich, dass die Beschaffenheit des Bodens in L t e für diese Arten nicht geeignet ist. Ausserdem ist sicherlich die Exponierungsrichtung der Untersuchungsgebiete von ausschlaggebender Bedeutung; diese Arten sind nämlich sämtlich thermophil.

Die in P p p allgemein vorkommende *Blethisa multipunctata* ist in L t e sehr sparsam vertreten. Diese Art stellt ungefähr die gleichen Anforderungen an den Standort wie die obengenannten.

Die einzige Carabidenart, die in L t e mit hoher, in P p p dagegen mit äusserst niedriger Abundanz auftritt, ist *Elaphrus riparius*. Der Grund hierfür ist, dass diese Art, im Gegensatz zu der nahe verwandten *E. cupreus*, ausgeprägt heliophil ist und keine Beschattung erträgt (LINDROTH 1945, S. 465). In L t e bieten die vegetationsfreien Teile der Art optimale Existenzbedingungen.

In P p p ist die Hydrophilide *Cercyon tristis* eine dominierende Art im Vorsommeraspekt (Diagramm 3). In L t e tritt sie mit sehr niedriger Abun-

danz auf, während die nahe verwandte, in P p p bedeutend sparsamer vorkommende *C. convexiusculus* hier im Vorsommeraspekt deren dominierende Stellung einnimmt. Zwei nahe verwandte, »vikariierende« Arten mit etwas verschiedenen Milieuforderungen.

Laccobius minutus und *Heterocerus fuscus* sind in L t e hochabundant, in P p p nur sparsam vertreten. Auch in diesem Falle dürfte die Beschaffenheit des Bodens der entscheidende Faktor sein. Die zwei in P p p allgemeinen Curculioniden *Bagous lutosus* und *lutulentus* fehlen dagegen in L t e.

Die Chironomiden machen in L t e einen erheblich grösseren Teil der Insektenbestände der Feldschicht aus, als in P p p. Besonders kommen drei Arten (*Tanytarsus manicus* und zwei nicht determinierte Arten) mit sehr hoher Abundanz vor. Folgende Tabelle gibt ein Überblick über den prozentualen Anteil der Chironomiden an dem ganzen Bestand innerhalb verschiedener Probeflächen an den Ufern.

PPP	4	2	3	1	2	9	4	13	1	5	21	7	4	32	1	2
LTE	25	87	23	11	4	52										

Tabelle 7. Die Dominanzzahlen der Chironomiden in den Beständen der verschiedenen Probeflächen in P p p und L t e im Jahre 1945.

Nur in zwei Probeflächen in P p p stellen die Chironomiden einen stärker dominierenden Teil dar, mit 21 bzw. 32 % des Bestandes. Diese beiden Probeflächen entstammen der Zone III.

Die Chironomiden stellen ja mehr oder weniger zufällige Bestandteile der Insektenfauna der Ufer dar, da sie ihre Entwicklung draussen auf dem Boden des Lojo-Sees durchmachen und wohl hauptsächlich mit dem Winde passiv an die Ufer getrieben werden, wo sie in der Vegetation Fuss fassen. Von Bedeutung ist in diesem Falle, dass L t e nach dem See zu völlig offen liegt, während P p p nach aussen von einer dichten Mauer aus *Equisetum limosum* und *Phragmites* geschützt wird. Es ist deshalb selbstverständlich, dass die Insektenpopulation in L t e leichter mit fremden, draussen vom See her stammenden Elementen vermischt wird als in P p p. Dass ausgerechnet Zone III in P p p die meisten Chironomiden beherbergt, scheint im Lichte des obenangeführten selbstverständlich.

Auch betreffend einiger anderen hochabundanten Fliegenarten herrschen zwischen den beiden Ufern interessante Verschiedenheiten. Die Ephydriden-Gattung *Hydrellia* ist in P p p am reichlichsten von den Arten *griseola*, *baltica*, *pilularis*, *albiceps* und *mutata* vertreten. Die zwei erstgenannten sind auch in L t e allgemein, *pilularis* kommt in einzelnen Exemplaren vor, während die zwei letztgenannten völlig fehlen. Stattdessen werden sie von den Arten *con-*

color und *diadema* ersetzt, von welchen die letztgenannte in P p p fehlt, während *concolor* hier äusserst sparsam vorkommt.

Die kleinen Dolichopodiden *Thrypticus fennicus* und *atomus* kommen in L t e mit höherer Abundanz vor als in P p p. Die Ursache ist wahrscheinlich darin zu suchen, dass diese Arten an den in L t e reichlicher vorkommenden *Scirpus palustris* gebunden sind.

Die Gruppe *Trichoptera* ist in L t e reichlicher vertreten (1—26 % in den verschiedenen Probeflächen) als in P p p (1—14 %). Besonders machen die kleinen Hydroptiliden auf dem erstgenannten Ufer einen bedeutend grösseren Teil der Fauna aus. Die Ursache hierfür dürfte dieselbe sein, wie betreffend der Chironomiden.

Von den zwei hochabundanten *Galerucella*-Arten *nymphaeae sagittariae* und *lineola*, kommt die erstere mit grosser Individuenzahl in P p p vor, aber sparsamer in L t e, die letztere umgekehrt.

Die Ursache hierzu ist darin zu suchen, dass die beiden Arten verschiedene Nährpflanzen haben; *lineola* lebt auf *Salix repens*, die in L t e reichlicher vorkommt, *nymphaeae sagittariae* auf *Lysimachia*, *Lythrum* und andere Strandkräuter, die in P p p in grösserer Menge wachsen.

Auch die Cicadinenfauna an den Ufern ist etwas verschieden. In L t e dominiert *Macrosteles punctifrons* und mit hoher Abundanz treten *Empoasca smaragdula* und *Megameles notula* auf. Die zwei erstgenannten kommen in P p p sparsam vor, der letztgenannte fehlt. Stattdessen werden sie in P p p von den hochabundanten, in L t e sparsam vorkommenden *Macrosteles sexnotatus*, *Notus flavipennis*, *Philaenus spumarius*, *Aphrophora salicina* und *Balclutha punctata* ersetzt. Diese Verschiedenheiten finden wahrscheinlich ihre Erklärung in der verschiedenen Zusammensetzung der Vegetation.

D. Jahresindividuelle Besonderheiten der Insektenfauna.

Im Vorhergehenden ist schon betont worden, dass der Anteil der systematischen Gruppen an den Insektenbeständen der Jahre 1938 und 1945 im grossen ganzen übereinstimmend ist, obwohl die Abundanz gewisser Arten erheblich schwankt. In Tabelle 8 sind die in der Feldschicht von P p p als Dominanten auftretenden Arten aufgenommen, deren Abundanz während der beiden Jahre grosse Verschiedenheiten aufgewiesen haben.

Von besonderem Interesse ist *Dizygomyza lineella*, eine Dipterenart, die in Finnland nicht früher gefunden worden ist. Sie kam im Jahre 1938 überhaupt nicht vor, trat aber innerhalb vieler Bestände im Jahre 1945 an beiden Ufern auf.

Die Ergebnisse, die bei den Untersuchungen über den Wechsel in der Zusammensetzung der Insektenfauna zu den verschiedenen Zeiten der Vege-

Bicellaria sp. . .	1938	7	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1945	1	1	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dizygomyza lineella	1938	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1945	—	7	11	1	1	2	—	6	1	4	2	1	8	—	—	—	1
Hydrellia pilitarsis	1938	8	5	23	—	15	2	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—
	1945	—	1	5	4	3	2	1	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Hydrellia mutata	1938	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1945	—	—	9	4	8	5	1	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Psilopa nigritella	1938	18	2	10	1	7	2	2	1	4	—	—	—	—	—	—	—	—
	1945	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Macrosteles sexnotatus	1938	2	3	6	74	4	9	44	50	24	—	—	—	—	—	—	—	—
	1945	—	—	1	—	1	1	1	1	—	3	9	2	—	—	15	—	—
Philaenus spumarius	1938	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1945	—	—	—	—	—	—	2	1	6	3	7	1	—	6	1	—	—
Aphrophora salicina	1938	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1945	—	—	—	—	1	1	2	—	4	—	—	8	—	—	3	—	—
Notus flavipennis	1938	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1945	—	—	—	—	—	1	—	—	1	5	2	5	—	—	1	4	—

Tabelle 8. Die Dominanzzahlen einiger dominanten Dipteren- und Cicadinen-Arten in den Beständen der verschiedenen Probeflächen in den Jahren 1938 und 1945.

tationsperiode und in den verschiedenen Jahren auf diesen Strandstandorten erhalten wurden, zeigen, von welcher Bedeutung es ist, bei ökologischen Untersuchungen dieser Art die Unterschiede, die unter den Saisonspekten herrschen zu beachten. Man hat dies oft übersehen (z.B. KROGERUS 1932, BRUNDIN 1934). Die quantitative Probe von einem Standorte gibt nur ein Bild des Artenbestandes zu der Zeit, in der die Probe genommen worden ist. Wenn man Vergleiche zwischen Proben von verschiedenen Standorten, die zu verschiedener Zeit genommen wurden, anstellen will, können leicht Fehlschlüsse gemacht werden. Dass die Strandstandorte in der Hinsicht keine Ausnahme darstellen, dass die Schwankungen hier viel grösser wären als innerhalb anderer Standorte, zeigen z.B. die Untersuchungen von KONTKANEN (1937), obwohl er den Abundanzwechsel einzelner Arten während der Vegetationsperiode nicht in grösserem Ausmasse angibt. Oben angeführte Beispiele zeigen auch, dass gewisse Arten in verschiedenen Jahren einen grossen Abundanzwechsel aufweisen. Eine Untersuchung, deren Ziel die Zusammensetzung der Insektenfauna innerhalb eines bestimmten Standortes ist, muss sich deshalb am liebsten über eine Reihe von Jahren erstrecken.

Kap. IV

Die Bedeutung der wichtigsten Milieufaktoren im Leben der Strandinsekten.

In der Umwelt der Strandinsekten verändern sich die verschiedenen Milieufaktoren ununterbrochen zufolge der Entwicklung, die der Strand innerhalb der Vegetationsperiode durchmacht. Jede Insektenart muss deshalb immerfort Kleinmigrationen unternehmen, um sich in einem Milieu aufhalten zu können, wo die äusseren Faktoren gegenwärtig eine für die betreffende Art optimale Kombination bilden. Eine Feststellung der Veränderungen in der Intensität der verschiedenen Milieufaktoren, und eine gleichzeitige Untersuchung über das Verhalten der Arten, ermöglichen deshalb die Entscheidung darüber, welche Rolle diese verschiedenen Faktoren im Leben der Strandinsekten spielen.

Zur Zeit des Eisganges, wenn die ganze supraaquatile Litoralzone überschwemmt ist, ist schon in dem Anspülichtwall ein reicher Insektenbestand vorhanden, der im Laufe des Frühjahres weiter zunimmt, was sicherlich darauf zurückzuführen ist, dass immer zahlreichere Arten ihre an anderen Standorten belegenen Winterquartiere verlassen und die Ufer aufsuchen. Im Vorsommer ist der Insektenbestand im Anspülichtwall am reichlichsten. Da allmählich immer grössere Strandteile ausserhalb des Anspülichtwalles trockengelegt werden, verarmt der Bestand des Anspülichtwalles immer mehr. Tabelle 9, die den Mittelwert der Arten- und Individuendichte innerhalb 4 an derselben Stelle im Anspülichtwall während des Frühjahres 1944 und Sommers 1945 in P p p untersuchten Probeflächen darstellt, gibt eine Vorstellung hiervon.

Zeitpunkt	Artendichte	Individuendichte
8. 5. 1944	29	72
11. 5. »	30	72
29. 5. »	34	335
10. 6. »	42	215
23. 6. 1945	26	80
1. 7. »	24	69
10. 7. »	10	20
25. 7. »	14	33
10. 8. »	18	36
20. 8. »	17	28

Tabelle 9. Arten- und Individuendichte im Durchschnitt pro Probefläche im Anspülichtwall in P p p 1944 u. 1945.

Probeflächenanalysen, die im Laufe des Sommers an Profilen entlang von der Wasserlinie landeinwärts gemacht worden sind, haben gezeigt, dass die Verringerung des Insektenbestandes im Anspülichtwall darauf beruht, dass fast alle Arten der nach draussen weichenden Wasserlinie folgen (vgl. S. 52—53, Tab. 10). Auf Grund der Verbreitung der Insekten über eine grössere Fläche, werden Arten- und Individuendichte später im Sommer niemals, nicht einmal am Wasserrande, ebenso gross, wie sie im Vorsommer in dem Anspülichtwall sind.

Wenn sich die Insekten über das Strandgebiet verbreiten, so geschieht es keineswegs nach Belieben. Meine Untersuchungen haben gezeigt, dass sich die verschiedenen Arten auf Gebiete konzentrieren, wo vor allem bestimmte Feuchtigkeits-, Temperatur- und Lichtverhältnisse herrschen.

A. Die Feuchtigkeit.

Die Feuchtigkeit muss a priori als eine der bedeutendsten Faktoren für auf sumpfigem Strandboden lebende Insekten angesehen werden. Die meisten Insektenarten, die im Untersuchungsgebiete gefunden wurden, sind auch typische Hygrophilen. Dass die Insekten bei sinkendem Wasserstand den Anspülichtwall verlassen und dem Wasserrande nach draussen hin folgen, beruht wohl hauptsächlich auf den Veränderungen der Feuchtigkeit.

Der Teil der Insektenfauna, der oben unter der Benennung Boderschichtfauna zusammengeführt worden ist, ist aus Arten zusammengesetzt, von denen ein kleinerer Teil in der Erde selbst lebt, während der grössere Teil sich in der obersten Bodenschicht aufhält, die aus einer zusammengeballten Masse von allerlei vermoderten Pflanzenteilen, Moos, Seggentorf oder aus Zusammenballungen von Wurzeln oder Gras besteht. Für diesen Teil der Insektenfauna kann *die Feuchtigkeit des Bodensubstrates* eine wichtige Rolle spielen.

In bodenzoologischer Literatur wird im allgemeinen die Feuchtigkeit des Bodens mit dem Gewicht des Wassers in Prozent von dem gesamten Frischgewicht angegeben. Damit die Zahlenwerte, die so erhalten werden, ein richtiges Bild über die Feuchtigkeitsverhältnisse geben, ist erforderlich, dass das Bodensubstrat überall von gleichartiger Beschaffenheit ist. Z.B. AGRELL (1941, S. 99) gibt die Feuchtigkeit in Gewichtsprozenten an, hebt aber hervor, dass die Proben, die er untersucht hat, durchweg aus Moos oder Humus ohne Bemengung von Mineralerde bestehen. Wie irreführend diese Gewichtsprozentzahlen indessen sein können, wenn die Beschaffenheit des Bodens nicht homogen ist, geht deutlich aus den Tabellen hervor, die FORSSLUND (1943, S. 50—51) anführt, und in denen in ein und derselben Probe das Gewicht des Wassers in Prozent von dem totalen Frischgewicht und das Gewicht des

Wassers pro Volumeneinheit, angegeben wird. FORSSLUND kommt hierdurch zu der Schlussfolgerung, dass das Gewicht des Wassers pro Volumeneinheit ein erheblich richtigeres Bild von den tatsächlichen Feuchtigkeitsverhältnissen des Bodens gibt.

Meine eigenen Versuche, die Bodenfeuchtigkeit durch Angabe des Wassergewichtes in Prozent vom totalen Frischgewicht zu bestimmen, zeigten bald, dass diese Methode auf Grund des stark schwankenden spezifischen Gewichtes des Bodensubstrates, völlig irreführende Zahlen ergab. Ich ging deshalb dazu über, die Feuchtigkeit durch den Volumenprozent zu bestimmen, d.h. so, dass das Gewicht des Wassers pro Volumeneinheit des Bodensubstrates (ein ausgeschnittener 400 cm³. grosser Teil des Substrates) durch Sonnenaustrocknung festgestellt wurde, wonach das Volumen des Wassers in Prozent von dem totalen Volumen der Probe gerechnet wird.

Indessen ist auch diese Methode nicht ganz befriedigend. Meine Proben stammen oft von Strandteilen, wo das Substrat aus im Wasser selbst angehäuften fliessenden Pflanzenresten besteht, welcher Umstand teils die Bestimmung des Wasservolumens erschwert, da das Wasser beim Nehmen der Probe leicht abfließt, teils wieder zur Folge hat, dass der Wassergehalt auf der Oberfläche und im Inneren solcher fliessender Bänke verschieden gross ist. Wo das Substrat aus hartem Schilfrohr besteht, das im Wasser herumfließt, ist eine Feuchtigkeitsbestimmung nach dieser Methode unmöglich. Dazu kommt noch, dass es sich gezeigt hat, dass der Feuchtigkeitsgrad des Bodensubstrates innerhalb ganz kleiner Gebiete oft grossen Schwankungen unterworfen sein kann; an vielen Stellen kommen im Boden kleine Löcher vor, in denen die Feuchtigkeit grösser ist als in der Umgebung, ebenso ist die Feuchtigkeit in *Carex*-Büschelein und zwischen dicht zusammengeballten Wurzeln grösser, als innerhalb offener Teile der Umgebung. Innerhalb einer 1/4 m². grossen Probefläche sind oft Feuchtigkeitsdifferenzen von 5—7 Volumenprozent gemessen worden. Die Feuchtigkeit innerhalb verschiedener Teile jeder Probefläche zu bestimmen, um die mittlere Feuchtigkeit zu berechnen, hätte allzuviel Arbeit bedeutet, und hätte auch kein exaktes Mass der Feuchtigkeitsverhältnisse innerhalb verschiedener Teile einer Probefläche gegeben.

Da es sich herausgestellt hat, dass die Feuchtigkeit des Bodensubstrates in gewissem Grade in ganz begrenzten Teilen überall innerhalb der Strandgebiete variiert, und dass sich beim Messen der Feuchtigkeit gewisser Substrate unüberwindliche Schwierigkeiten in den Weg stellen, habe ich gefunden, dass die Angabe des Feuchtigkeitsgrades in Prozent kein richtigeres Bild über die tatsächlichen Feuchtigkeitsverhältnisse gibt, als ein Mass, das das allgemeine Feuchtigkeitsverhältnis in grossen Zügen innerhalb einer Probefläche ausdrückt. Hierbei habe ich mich einer Skala, F_0 — F_4 bedient, die in folgender Weise definiert werden kann (vgl. RENKONEN 1938, S. 40):

F ₀ trocken	Wenn die Hand beim Anfassen des Substrates nicht feucht wird.
F ₁ schwach feucht	Wenn die Hand beim Anfassen des Substrates feucht wird, aber kein Wasser ausgepresst werden kann.
F ₂ stark feucht	Wenn das Wasser aus dem Substrat ausgepresst, dieses aber nicht so weit hinuntergedrückt werden kann, dass es vom Wasser bedeckt wird.
F ₃ nass	Wenn das Substrat mit der Hand leicht unter das Wasser gedrückt werden kann.
F ₄ wässrig	Wenn das Substrat aus im Wasser herumfliessenden vermoderten Pflanzenteilen u.dgl. besteht.

Die Grenzen zwischen der verschiedenen Feuchtigkeitsgruppen sind natürlich nicht scharf. Die Probeflächen sind immer an solchen Stellen gewählt worden, wo die Feuchtigkeit des Bodens irgendeine der obengenannten Gruppen vertritt, und wo die Bodenfeuchtigkeit innerhalb eines Gebietes von 1/4 m², möglichst homogen ist. Durch mehrjährige Erfahrung glaube ich eine grosse Sicherheit erworben zu haben, wenn es gilt, die Feuchtigkeit nach obengenannter Skala zu bestimmen. Eine grosse Anzahl Kontrollmessungen, die hier wegen Platzmangel nicht angeführt werden können, haben die Richtigkeit der in obengenannter Weise geschätzten Bodenfeuchtigkeit bestätigt. Es hat sich gezeigt, dass folgende Zahlen, die das Volumen des Wassers in Prozent vom totalen Volumen des Bodensubstrates ausdrücken, den Feuchtigkeitsgruppen entsprechen:

F ₄	80—90 %
F ₃	75—65 %
F ₂	60—50 %
F ₁	45—35 %
F ₀	unter 25 %

Die Feuchtigkeit des Bodensubstrates ist natürlich am Wasserrande am grössten (F₄). Bei sinkendem Wasserstand verschiebt sich dieser feuchteste Gürtel nach aussen hin, während der grössere Abstand zum Wasserrande und das auf Grund der Wasserstandsveränderung sinkende Grundwasserniveau zur Folge haben, dass höher belegene Strandteile immer trockener werden. Messungen haben ergeben, dass während der Zeit, in der sich der Wasserrand 3 Meter nach aussen hin verschiebt, ein Austrocknen des Bodensubstrates, einer Feuchtigkeitsklasse entsprechend stattfindet. Im allgemeinen ist die Feuchtigkeit innerhalb der Probeflächen, die mit 3-Meterintervallen vom Wasserrande landeinwärts genommen sind, folgende: F₄, F₃, F₂, F₁ und F₀. Ich habe es vermieden, Probeflächenanalysen in den Tagen nach einem Regen auszuführen, wenn die Feuchtigkeitsverhältnisse vorübergehend unnormale sind. Heftige und andauernde Regen verursachen ein Aufweichen des Erdbodens für längere Zeit. So waren z.B. die Feuchtigkeitsverhältnisse Anfang August 1945 nach heftigen Gewitterregen Ende Juli folgende (Analysen mit Intervallen von 3 Meter vom Wasserrande landeinwärts): F₄, F₄, F₃, F₂.

Art	Anspülicht- wall	3 m.	6 m.	9 m.
Feuchtigkeit	F ₄ F ₃ F ₂ F ₁	F ₄ F ₃ F ₂	F ₄ F ₃	F ₄
Agonum viduum	100			
Oodes helopioides	—	100		
Tachyusa atra	—	—	100	
Ochthebius impressus	—	—	—	100
Coelostoma orbiculare ...	100 25 — —	75 20 —	80 —	100
I.athrobium fennicum ..	100 — — 50	100 — —	100 —	50
Myllaena dubia	100 — — —	100 — 25	100 25	50
Stenus cicindeloides	100 30 25 —	70 — —	75 25	75
Philonthus quisquiliarius .	100 11 — 40	89 50 —	50 —	60
Stenus boops	100 17 — —	83 63 —	37 20	80
Cercyon tristis	100 25 15 5	75 27 16	78 58	21
Chaetarthria seminulum .	100 28 16 41	72 63 —	21 53	6

Tabelle 10. Erklärung im Text.

Art	Anspülicht- wall	3 m.	6 m.	9 m.
Trogophloeus corticinus ..	100 70 7 —	30 79 19	14 33	48
Philonthus micans	100 82 — —	18 100 —	— 100	—
Stenus opticus	100 64 9 —	36 80 31	11 44	25
Oxytelus rugosus	100 51 38 12	49 48 26	14 51	11
Philonthus velox	100 78 25 14	22 75 25	— 33	28
Atheta vaga	100 64 — —	36 89 2	11 36	62
Euaesthetus ruficapillus ..	100 100 20 23	— 80 54	— 15	8
Pterostichus diligens	100 100 50 —	— 50 50	— 50	—
Euconus hirticollis	100 89 67 83	11 33 17	— —	—
Stenus cautus	100 100 100 80	— — 20	— —	—

Tabelle 10. Erklärung im Text.

Oben wurde schon hervorgehoben, dass bei Hochwasserstand im Vorsommer alle Insekten der Bodenschicht in dem fliessenden Anspülichtwall angehäuft sind, und dass, wenn das Wasser im Laufe des Sommers sinkt, der Bestand im Anspülichtwall immer mehr verärmt. Gleichfalls wurde angedeutet, dass dies darauf beruht, dass die verschiedenen Arten bei sinkendem Wasserstand der Wasserlinie nach aussen folgen, und sich über das nun trockengelegte Gebiet verteilen. Ich will diese »Kleinmigration« nun mit einigen konkreten Beispielen veranschaulichen.

Die Migration kommt am deutlichsten bei den Arten zum Vorschein, die im Vor- und Hochsommer, wenn die Wasseroberfläche regelmässig sinkt, hochabundant sind (Tabelle 10). Die Tabelle fusst auf zu folgenden Zeitpunkten im Jahre 1945 in P p p gemachten Probeflächenanalysen: 21. 6, 1. 7, 11. 7, 26. 7. Am 21. 6 wurden 4 Probeflächen in dem Anspülichtwall (F_4) untersucht. Zu jedem späteren Zeitpunkte ist eine neue 3-Meterzone des Ufers trockengelegt und 4 Probeflächen innerhalb jeder zur Zeit vorkommenden Feuchtigkeitszone, in den früher trockengelegten Gebieten am selben Platz wie bei vorhergehender Untersuchung, untersucht worden. Zu jedem einzelnen Zeitpunkt ist die prozentuale Verteilung der verschiedenen Arten auf die verschiedenen Feuchtigkeitszonen innerhalb des z.Z. trockengelegten Strandgebietes berechnet worden.

Aus der Tabelle geht hervor, dass die Auswanderung mit verschiedener Geschwindigkeit und Vollständigkeit bei verschiedenen Arten vorsichgeht, sowie dass gewisse Arten in einer bestimmten Entfernung vom Wasserrande innerhalb der Feuchtigkeitszonen F_3 — F_2 stehenbleiben. Dies führt dazu, dass wenn weitere Teile der supraquatilen Litoralzone trockengelegt sind, die verschiedenen Arten hauptsächlich innerhalb ganz bestimmter, in grösserer oder kürzerer Entfernung von dem Wasserrande belegenen, Strandgebiete angetroffen werden. Diese Kleinmigration kennzeichnet nämlich alle der Bodenschicht angehörenden Insektenarten auf dem Strandgebiete, obgleich die Mehrzahl mit allzu niedriger Abundanz oder während einer allzu kurzen Zeit vorkommt, um ein deutliches Bild über die Erscheinung zu geben, wie die in Tabelle 10 aufgenommenen Arten.

Um eine Vorstellung von der Verteilung der verschiedenen Arten innerhalb des Strandgebietes zu erhalten, habe ich während der Zeit Juli—September 1945 66 Probeflächen in P p p analysiert, die mit regelmässigen Zeitintervallen längs vier Profillinien senkrecht zur Wasserlinie ausgewählt worden sind. Während dieser Zeit sind grössere oder kleinere Teile des supraquatilen Strandgebietes trockengelegt, weshalb die verschiedenen Arten Gelegenheit haben, die betreffende Strandzone aufzusuchen, wo die äusseren Verhältnisse für sie am günstigsten sind. Die Summe aller innerhalb der Probeflächen erhaltenen Exemplare jeder einzelnen Art ist berechnet worden, wo-

nach die prozentuale Verteilung jeder Art innerhalb der Feuchtigkeitszonen F_4 , F_3 , F_2 und F_1 berechnet und in Diagramm 6 veranschaulicht wurde.

Es scheint mir berechtigt, aus dem Diagramm folgende Schlüsse zu ziehen:

1. Die zu der Bodenschicht gehörenden Käfer verteilen sich am Ufer innerhalb verschiedener Zonen parallel mit dem Wasserrande.

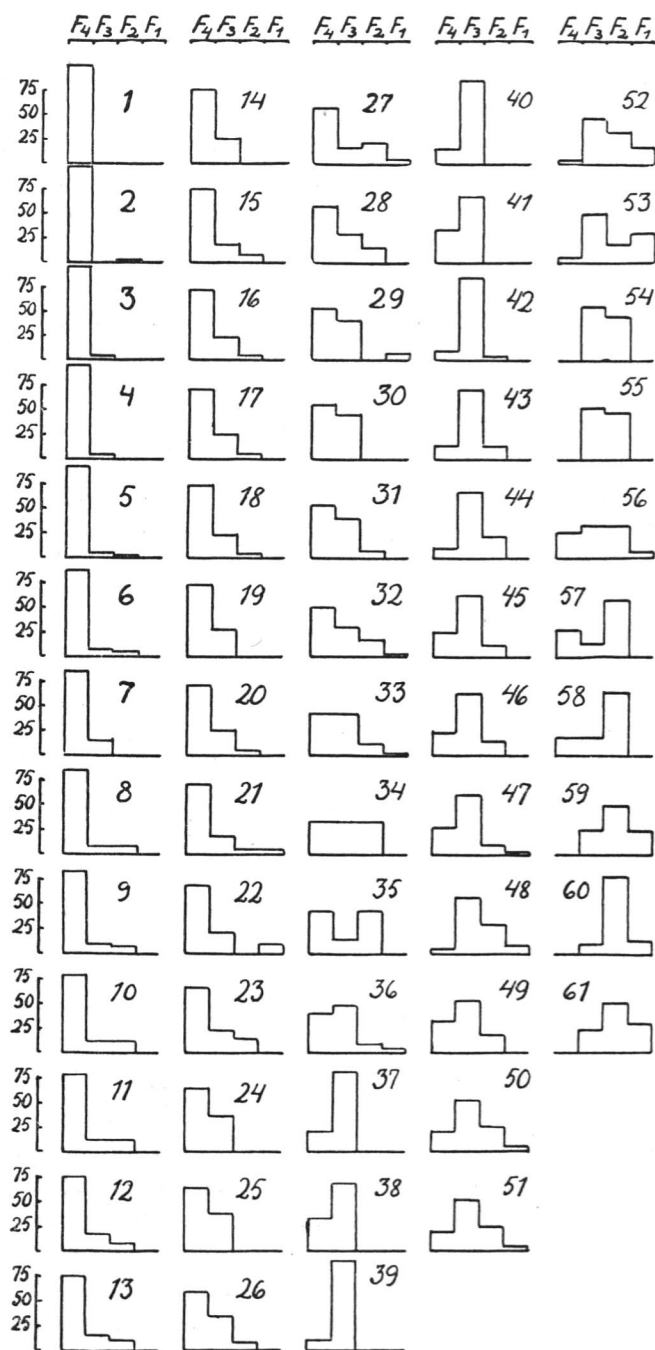
2. Die grosse Mehrzahl der Arten scheint innerhalb einer bestimmten Zone ein ausgeprägtes Optimum zu haben.

3. Im Diagramm sind alle zu dieser Zeit als Dominanten oder Influenten innerhalb irgendeiner Probefläche vorkommenden Arten aufgenommen, und ausserdem 8 regelmässig vorkommende Rezedenten. Von diesen haben 57 % in der Zone zunächst des Wasserrandes ihr Optimum, 43 % in den weiter landeinwärts gelegenen trockeneren Zonen.

Dass die hygrophilen Strandkäfer an ihren natürlichen Standorten eine bestimmte Strandzone in längerer oder kürzerer Entfernung vom Wasserrande bevorzugen, dürfte den meisten Sammlern bekannt sein. Auch in der coleopterologischen und ökologischen Literatur kommen vereinzelte Mitteilungen über die Vorderungen verschiedener Arten in dieser Hinsicht vor; ich verweise in diesem Zusammenhange nur auf FRANZ (1931, S. 599), BRO LARSEN (1936) und LINDROTH (1945).

Nachdem die Verteilung der einzelnen Arten innerhalb verschiedener Feuchtigkeitszonen festgestellt war, wollte ich versuchen experimentell zu ergründen, inwiefern die Bodenfeuchtigkeit, wie man a priori annehmen könnte, wirklich der die Verteilung bedingende Faktor ist. Hierbei wurde der Versuch gemacht, die *Feuchtigkeitspräferenda* einiger Arten zu bestimmen.

Untersuchungen über die Bedeutung der Feuchtigkeit im Leben der Insekten liegen schon in grosser Menge vor. Besonders gilt dies Untersuchungen über die Lebenslänge, Entwicklungsgeschwindigkeit, Mortalität der Tiere u.s.w., in Luft von verschiedener relativer Feuchtigkeit (JANISCH 1932, BODENHEIMER 1932 u.A.), aber auch Versuche hinsichtlich der Feuchtigkeitspräferenda der Insekten sind mit »Feuchtigkeitsorgeln« gemacht worden. BRO LARSEN (1936) hat eine solche Orgel konstruiert und nachgewiesen, dass einige tunnelgrabenden Käfer den verschiedenen Feuchtigkeitsgrad des Sandes unterscheiden können, und dass ihre Feuchtigkeitspräferenda — durch Experimente in dieser Orgel bewiesen — mit der Verteilung der Käfer auf natürliche Standorte gut übereinstimmt. NORDBERG (1936) bedient sich einer Orgel von anderem Typ um die Feuchtigkeitspräferenda der Vogelindicolen zu bestimmen. Ähnliche Untersuchungen mit variierender Experimententechnik sind von AGRELL (1941) und BACKLUND (1945) ausgeführt worden; beiden Verfassern ist es gelungen zu zeigen, dass die Feuchtigkeitspräferenda der Versuchstiere zu der Schlussfolgerung berechtigen, dass ihre Verteilung in der Natur zum grossen Teil durch Verschiedenheiten im Feuchtigkeitsgrad



Diagr. 6. Die Verteilung einiger der Bodenschicht angehörigen Käferarten in den verschiedenen Feuchtigkeitszonen. Senkrechte Achse: Prozentuale Frequenz. Waagerechte Achse: Die Feuchtigkeitszonen.

- | | |
|--------------------------------------|-------------------------------------|
| 1. <i>Bembidion obliquum</i> | 28. <i>Deinopsis erosa</i> |
| <i>Euaesthetus laeviusculus</i> | 29. <i>Stenus Juno</i> |
| <i>Tachyusa atra</i> | 30. <i>Laccobius minutus</i> |
| <i>Ochthebius impressus</i> | 31. <i>Atheta vaga</i> |
| <i>Limnebius truncatulus</i> | 32. <i>Cercyon convexiusculus</i> |
| <i>Hydraena riparia</i> | 33. <i>Hydrochus brevis</i> |
| <i>Cercyon ustulatus</i> | 34. <i>Bagous lutulentus</i> |
| <i>Enochrus coarctatus</i> | 35. <i>Stenus pumilio</i> |
| 2. <i>Enochrus affinis</i> | 36. <i>Chaetarthria seminulum</i> |
| 3. <i>Helochares griseus</i> | 37. <i>Actobius cinerascens</i> |
| 4. <i>Paederus riparius</i> | 38. <i>Lathrobium brunnipes</i> |
| 5. <i>Cercyon marinus</i> | 39. <i>Stenus scrutator</i> |
| 6. <i>Phytobius canaliculatus</i> | 40. <i>Oxytelus nitidulus</i> |
| 7. <i>Agonum versutum</i> | 41. <i>Pterostichus nigrita</i> |
| 8. <i>Myllaena dubia</i> | <i>Myllaena minuta</i> |
| 9. <i>Anacaena limbata</i> | 42. <i>Philonthus micans</i> |
| 10. <i>Agonum Thoreyi</i> | 43. <i>Stenus opticus</i> |
| 11. <i>Oodes helopioides</i> | 44. <i>Stenus scabriculus</i> |
| 12. <i>Blethisa multipunctata</i> | 45. <i>Lathrobium elongatum</i> |
| 13. <i>Chlaenius tristis</i> | 46. <i>Atheta elongatula</i> |
| 14. <i>Philonthus corvinus</i> | 47. <i>Pterostichus minor</i> |
| 15. <i>Coelostoma orbiculare</i> | 48. <i>Euaesthetus ruficapillus</i> |
| 16. <i>Agonum viduum</i> | 49. <i>Trogophloeus corticinus</i> |
| 17. <i>Agonum piceum</i> | 50. <i>Oxytelus rugosus</i> |
| 18. <i>Stenus cicindeloides</i> | 51. <i>Philonthus velox</i> |
| 19. <i>Helophorus brevipalpis</i> | 52. <i>Euconnus hirticollis</i> |
| 20. <i>Elaphrus cupreus</i> | 53. <i>Acrotrichis fratercula</i> |
| 21. <i>Bagous lutosus</i> | 54. <i>Pterostichus diligens</i> |
| 22. <i>Philonthus quisquiliarius</i> | 55. <i>Cryptobium fracticorne</i> |
| 23. <i>Gymnusa brevicollis</i> | 56. <i>Ocyusa maura</i> |
| 24. <i>Stenus boops</i> | 57. <i>Phytobius comari</i> |
| 25. <i>Bembidion Doris</i> | 58. <i>Stenus argus</i> |
| 26. <i>Cercyon tristis</i> | 59. <i>Agonum obscurum</i> |
| <i>Heterocerus fuscus</i> | 60. <i>Dyschirius globosus</i> |
| 27. <i>Lathrobium fennicum</i> | 61. <i>Stenus cautus</i> |

des Bodensubstrates zu erklären ist. Untersuchungen über die Abhängigkeit grösserer Käfer, z.B. der Carabiden, von dem Feuchtigkeitsgrad des Bodens liegen meines Wissens noch nicht vor.

Zur Untersuchung der Feuchtigkeitspräferenda der Strandkäfer habe ich einen Apparat folgender Art konstruiert. In einen länglichen Metallkasten von $100 \times 10 \times 10$ cm. Grösse sind 10 kubenförmige, oben offene, $10 \times 10 \times 10$ cm. grosse Metallschachteln eingepasst. Boden und Seitenwände dieser Schachteln sind aus Metallblech, während das obere $\frac{2}{3}$ der Querwände aus einem Netz besteht, das den Versuchstieren die Passage von einem Teil des Kastens zum anderen ermöglicht. Alle die kleinen Schachteln werden bis zum Rande mit halb vermoderten Sägespänen gefüllt, welches Substrat ich nach vielen

Experimenten als geeignet, und von ungefähr derselben Konsistenz befunden habe, wie das Substrat, in welchem die Strandkäfer zum grossen Teil leben (vermoderte Pflanzenteile, poröser Seggentorf, Schilf- und Schachtelhalmreste u.s.w.). Die getrockneten Sägespäne werden mit Wasser derart gemischt, dass die den Feuchtigkeitsgraden F_4 , F_3 , F_2 , F_1 und F_0 am Strande entsprechen. Durch Kontrollmessungen und Zusatz von Wasser wird die Feuchtigkeit in dem Apparat unverändert gehalten. Die Schachteln werden zwei und zwei mit Substrat dergleichen Feuchtigkeit gefüllt und so geordnet, dass die zwei feuchtesten (F_4) an dem einen Ende im Kasten placiert werden und danach mit abnehmender Feuchtigkeit zwei und zwei gegen das andere Ende des Kastens zu, wo also die Schachteln mit dem trockensten Substrat zu liegen kommen (F_0). Der grosse Kasten wird mit einem Deckel bedeckt, der aus feinmaschigem Metalldrahtnetz besteht. — Diese Feuchtigkeitsorgel besteht somit aus fünf Abteilungen mit verschieden feuchtem Substrat. Ursprünglich hatte ich mir gedacht, eine regelmässigere Feuchtigkeitsskala zu benutzen, indem jede Schachtel mit Substrat verschiedener Feuchtigkeit gefüllt würde und diese in einer Serie vom feuchtesten bis zum trockensten geordnet würden. Da es sich aber als am zweckmässigsten erwies, am Strande die fünf Feuchtigkeitsgrade F_4 — F_0 zu unterscheiden, war es meines Erachtens das beste, bei Laboratoriumversuchen mit einer entsprechenden Skala zu operieren. Das Substrat in den Schachteln wird so locker gemacht, dass sich die Versuchstiere unbehindert darin bewegen können. Der Apparat wird dann in diffuses Licht gestellt, sodass alle Teile derselben gleich beleuchtet sind. Alle Versuche sind in einer Zimmertemperatur von 18—20° C ausgeführt worden.

Durch diese Versuchsanordnung glaube ich dahin gelangt zu sein, dass der Feuchtigkeitsgrad des Substrates der einzig wirksame, variierende Faktor ist, während alle anderen konstant sind und deshalb die Verteilung der Tiere im Apparat nicht beeinflussen. Die Temperatur- und Beleuchtungsverhältnisse haben sich durch Messungen mit Thermometern und Beleuchtungsmessern in allen Teilen des Apparates als konstant erwiesen. Durch stete Messungen und Erneuerung des Substrates in den Schachteln wird ein allmählich geschehender Ausgleich der Feuchtigkeit verhindert. Als Deckel für den Kasten habe ich ein Metalldrahtnetz und nicht Glas angewandt, um einen etwaigen Ausgleich der relativen Luftfeuchtigkeit in den verschiedenen Teilen des Apparates zu verhindern. Dies scheint jedoch eine kleinere Rolle zu spielen, denn wie Messungen ergeben haben (vgl. S. 64), ist die Luft in dem Substrat in allen Abteilungen, ausser der trockensten, mit Feuchtigkeit gesättigt. Die ausgeprägte Thigmotaxie der Versuchstiere, d.h. ihre Neigung Ecken aufzusuchen, wird als wirksamer Faktor dadurch eliminiert, dass die Schachteln ganz mit Substrat gefüllt sind; ausserdem haben die Tiere aller Abteilungen dieselben Möglichkeiten Ecken aufzusuchen.

In dieser Feuchtigkeitsorgel habe ich vor allem die Feuchtigkeitspräferenda grösserer Käfer geprüft. Für Experimente mit kleineren Käfern, wie z.B. Staphyliniden und Hydrophiliden, hat sich eine völlig gleich konstruierte, aber um die Hälfte kleinere Versuchsanordnung als zweckmässiger erwiesen.

Bei allen Experimenten sind die Versuchstiere in der Mitte der Orgel hereingelassen worden. Anfangs laufen sie schnell im Substrate des Apparates herum, beruhigen sich aber allmählich und bleiben zuletzt in einem bestimmten Teil des Apparates in Ruhe. Orientierende Versuche, die ich ausführte ergaben, dass jeder Versuch sich auf 10—12 Stunden erstrecken muss, damit die Tiere völlig in Ruhe kommen und das Experiment somit zu einem zuverlässigen Ergebnis führt. Eine längere Versuchsdauer ist deshalb nicht geeignet, weil die Tiere unter Einwirkung des Hungers aufs neue unruhig werden und in der Orgel herumlaufen. Sämtliche Versuchstiere müssen an den natürlichen Standorten frisch eingesammelt sein. Die Anzahl Versuchstiere war bei jedem Experiment etwas verschieden, je nach der Möglichkeit, Material zu verschaffen. Gewöhnlich hat die Anzahl der Tiere bei jedem Versuch 20—25 betragen, in einigen Fällen jedoch nur 10. Mit jeder Art sind wiederholte Versuche gemacht worden, jedesmal mit neuem Material, wonach ich die prozentuale Verteilung sämtlicher Individuen in allen Versuchen auf die verschiedenen Feuchtigkeitszonen im Apparat berechnet habe. Da diese Experimente recht zeitraubend sind, habe ich mich gezwungen gesehen, mich auf eine verhältnismässig kleine Anzahl Arten zu beschränken.

Das Resultat dieser Versuche geht aus dem Diagramm 7 hervor. Es ist nun von Interesse diese Ergebnisse mit denen zu vergleichen, die durch Untersuchung über die Verteilung der Käfer auf verschiedene Feuchtigkeitszonen der Ufer gewonnen wurden.

Besonders grosse Aufmerksamkeit habe ich den innerhalb meines Untersuchungsgebietes vorkommenden Arten der Käferfamilie *Carabidae* gewidmet; sie bilden auch durch ihre relative Grösse ein sehr augensichtliches Element der Strandfauna. Mitteilungen über die Ansprüche der verschiedenen Carabidenarten an ihre Umgebung kommen in der Literatur recht reichlich vor, und ein ausgezeichnetes Sammelwerk besitzen wir in der grossen Arbeit über die fennoskandischen Carabiden von LINDROTH (1945). In der genannten Arbeit gibt es auch zahlreiche Angaben über die Ansprüche der Carabiden an den Standort hinsichtlich der Feuchtigkeitsverhältnisse. Detaillierte Untersuchungen über die Verteilung verschiedener Arten nach den Feuchtigkeitsverhältnissen an demselben Standorte fehlen jedoch meines Wissens vorläufig.

Besonders kennzeichnend für das Gebiet dem Wasserrande am nächsten sind, wie aus dem Diagramm 6 hervorgeht, die Carabidenarten *Agonum verutum*, *A. Thoreyi*, *Oodes helopioides*, *Blethisa multipunctata* und *Chlaenius tristis*. Diese werden in grösster Menge dort angetroffen, wo von den Wellen

angespültes Material an den Ufern vor dem Wasserrande angehäuft liegt. Auffallend ist auch, dass viele dieser Arten sehr gleichartige Ansprüche auf das Milieu zu haben scheinen; so werden häufig *Agonum versutum*, *Oodes helopioides* und *Blethisa multipunctata* zusammen angetroffen und ein vierter Begleiter ist oft *Chlaenius tristis*. Zu dieser Gruppe mit maximalem Vorkommen am Wasserrande müssen auch die spärlich vorkommenden *Chlaenius nigricornis*, *Badister dilatatus* und *B. peltatus* gerechnet werden. Der ausgeprägt hygrophile Charakter aller dieser Arten wird auch von LINDROTH (1945) hervorgehoben.

Diagramm 7 zeigt, dass *Agonum versutum*, *Oodes helopioides*, *Blethisa multipunctata* und *Chlaenius tristis* ein Feuchtigkeitspräferendum in F_4 haben.

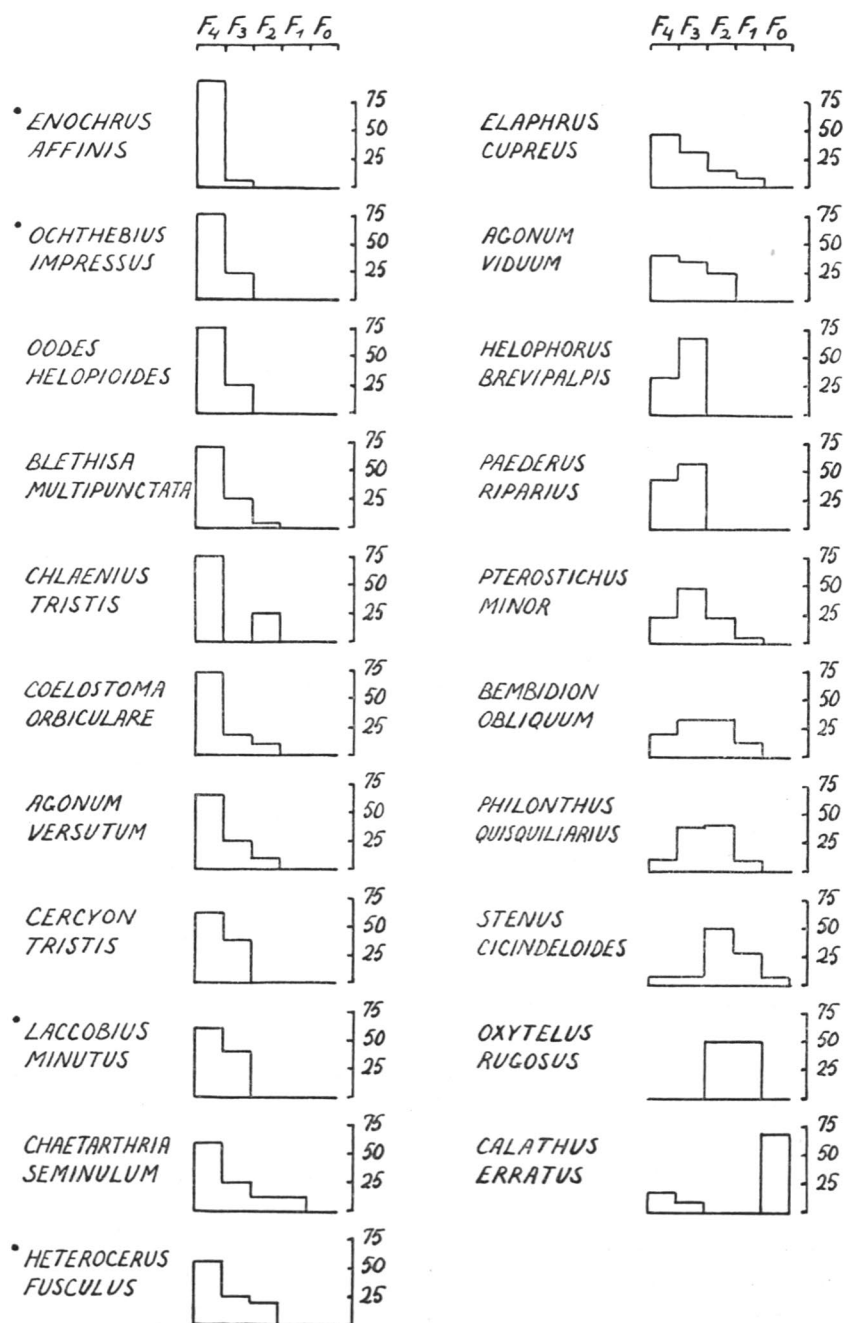
Agonum viduum, *A. piceum* und *Elaphrus cupreus* erreichen am Strande innerhalb der feuchtesten Zone ihr Optimum, kommen aber reichlicher als obengenannte Arten innerhalb trockenerer Strandteile vor. *A. viduum* und *E. cupreus* haben ein weniger ausgesprochenes Präferendum in F_4 als die früheren Arten.

Pterostichus nigrita, *P. minor* und *Dyschirius globosus* kommen am reichlichsten in weiterer Entfernung vom Wasserrande vor, die zwei erstgenannten erreichen innerhalb F_3 ihr Optimum, letztgenannte in F_2 . *Pterostichus minor* ist in der Feuchtigkeitsorgel untersucht worden, und Diagramm 7 zeigt, dass das Präferendum der Art erheblich trockeneres Substrat umfasst als das der übrigen untersuchten, grösseren Carabidenarten (F_3).

Bembidion obliquum hat am Strande ein deutliches Optimum in der dem Wasserrande am nächsten Zone, aber Experimente in der Orgel haben ergeben, dass die Art gegenüber der Feuchtigkeit ziemlich indifferent ist. Die Verteilung der Art am Strande wird offenbar hauptsächlich von anderen Faktoren bedingt (vgl. S. 100).

Als Vergleich habe ich Experimente mit einer ausgeprägt xerophilen Carabidenart, *Calathus erratus*, ausgeführt. Das Feuchtigkeitspräferendum dieser Art ist auch ein ganz anderes (Diagramm 7) als das der Strandcarabiden, der trockenste Teil des Apparates.

In der kleineren Feuchtigkeitsorgel sind mit drei Hydrophilidenarten Präferendumversuche angestellt worden, nämlich mit *Coelostoma orbiculare*, *Cercyon tristis* und *Chaetarthria seminulum*. Alle haben wie Diagramm 7 zeigt, ihr Präferendum in F_4 , obwohl das Präferendum des Letztgenannten eine grössere Feuchtigkeitszone umfasst, als das der zwei Erstgenannten. *Coelostoma orbiculare* scheint am Strande eine fast genau gleiche Verteilung innerhalb der verschiedenen Feuchtigkeitszonen zu haben, wie im Apparat. Die beiden Diagramme für *Cercyon tristis* sind auch recht ähnlich, aber *Chaetarthria seminulum* zeigt am Strande ein etwas reichlicheres Vorkommen innerhalb Zone F_3 als innerhalb Zone F_4 . Nun verhält es sich indessen so, dass viele der kleinen Hydrophilidenarten, besonders gerade *Chaetarthria*, zum grossen Teil



Diagr. 7. Die Verteilung der Käferarten in der Feuchtigkeitsorgel. Senkrechte Achse: Prozentuale Frequenz. Waagerechte Achse: Die Feuchtigkeitszonen in der Orgel. Die mit einem Punkt bezeichneten Arten sind in der Feuchtigkeitsorgel von BRO LARSEN untersucht worden.

innen im Bodensubstrat leben. Diese Arten folgen im Vorsommer dem sinkenden Wasserrande bis der Wasserrand die *Carex vesicaria*-Zone mitten im Sommer erreicht hat. Wenn das Wasser weiterhin nach aussen absinkt, haben diese Arten zwei Möglichkeiten der Austrocknung zu entgehen; entweder sie folgen weiterhin dem sinkenden Wasserrande, oder sie graben sich tief in das Wurzelsystem der *Carex*-Büschel ein, in dem die Feuchtigkeit lange beibehalten wird. Beide Möglichkeiten werden ausgenützt; dies geht auch betreffs *Chaetarthria* und in gewisser Hinsicht was *Cercyon tristis* anbelangt aus Tabelle 10 hervor. — Hierdurch erhält man eine natürliche Erklärung für die Verschiedenheiten zwischen dem Feuchtigkeitspräferendum von *Chaetarthria* und der zonalen Verteilung der Art am Strande.

Die Staphylinidenarten *Paederus riparius*, *Stenus cicindeloides* und *Philonthus quisquiliarius* zeigen in der feuchtesten Zone fast vor dem Wasserrande ein deutliches Maximum, während *Oxytelus rugosus* am reichlichsten in längerer Entfernung vom Wasserrande vorkommt, mit dem Maximum in F_3 . Die Feuchtigkeitspräferenda aller dieser Arten sind indessen nicht so wie man auf Grund ihrer Verteilung auf dem natürlichen Standorte erwarten könnte. Zwar umfasst das Präferendum des *P. riparius* die zwei feuchtesten Zonen, F_4 und F_3 , aber das Maximum ist in F_3 ; das Präferendum des *O. rugosus* umfasst die Zonen F_3 und F_2 , was mit der Verteilung der Art am Strande gut übereinstimmt. *S. cicindeloides* und *Ph. quisquiliarius* haben indessen Präferenda, die zeigen, dass, falls die Feuchtigkeit hier der entscheidende Faktor für die Verteilung am Strande wäre, die Tiere erheblich trockenere Strandteile bevorzugen müssten. Betreffend *S. cicindeloides* ist jedoch zu beobachten, dass die Art, trotzdem sie am reichlichsten am Wasserrande selbst angetroffen wird, nicht mit den übrigen hier vorkommenden Strandkäfern vergleichbar ist. Sie hält sich nämlich nicht auf oder in dem Boden auf, sondern klettert auf Schilfrohren und Pflanzenteilen herum, ja, oft sogar hoch oben in der Vegetation (vgl. Tabelle 6). Deshalb ist es nicht überraschend, dass das Feuchtigkeitspräferendum des *S. cicindeloides* innerhalb bedeutend trockeneren Substrates liegt, als die zonale Verteilung der Art auf dem Strande vermuten liesse. — Weshalb *Ph. quisquiliarius* am Strande eine erheblich feuchtere Zone bevorzugt als die, die seinem Präferendum entspricht, ist schwieriger zu verstehen. Hier muss man annehmen, dass andere Faktoren, vielleicht Temperatur oder Konkurrenz mit anderen Arten von ausschlaggebender Bedeutung sind (vgl. S. 92).

Zur Untersuchung der Feuchtigkeitspräferenda einiger Arten habe ich mich des von BRO LARSEN (1936, S. 211) konstruierten Apparates bedient. Ein Metallkasten von den Dimensionen $100 \times 5 \times 6$ cm. wird mit einer 3—4 cm. dicken Schicht feiner Sandes gefüllt. Sein eines Ende steht in einer Schale mit Wasser, während das andere sich in einer Höhe von 40—50 cm.

über der Unterlage befindet. Der Kasten wird mit einem feinen Tuch bedeckt. Der Sand saugt nun Wasser aus der Schale bis ein Gleichgewicht zwischen seiner Saugkraft und seiner Höhe über dem Wasser eingetreten ist; wenn Wasser von der Oberfläche abdunstet, wird das Gleichgewicht dadurch wiederhergestellt, dass der Sand aus der Schale mehr Wasser aufsaugt. In den Teilen des Apparates, die der Schale am nächsten sind, ist deshalb der Wassergehalt am grössten und er nimmt proportionell mit zunehmender Entfernung zum Wasserspiegel ab. Durch Feuchtigkeitsmessungen des Sandes im Apparat habe ich ihn in Zonen eingeteilt, entsprechend F_4 — F_0 am Strande. Dieser Apparat eignet sich am besten für die Untersuchung der Feuchtigkeitspräferenda kleiner, in der Erde grabender Käfer, besonders solcher, die ein Substrat aus Ton-schlamm oder mit feinem Sand bemengtem Ton bevorzugen.

Die zwei Hydrophilidenarten *Ochthebius impressus* und *Enochrus affinis* erreichen, wie Diagramm 6 zeigt, in F_4 ihr höchstes Vorkommen. *Laccobius minutus* kommt ziemlich gleichmässig innerhalb der Feuchtigkeitszonen F_4 und F_3 vor. *Heterocerus fuscus* hat ein weniger ausgeprägtes Optimum in F_4 und ist über ein grösseres Gebiet des Ufers, bis zu F_2 , verbreitet.

Diagramm 7 zeigt, dass *Enochrus* und *Ochthebius* feuchteres Substrat umfassende Präferenda als *Laccobius* haben; *Heterocerus* hat ein Präferendum in noch trockenerem Substrat.

Die Resultate, die durch obengenannte Laboratoriumversuche über die Feuchtigkeitspräferenda einiger Strandkäfer erhalten wurden — verglichen mit den Ergebnissen, zu denen ich durch Studien über die zonale Verteilung dieser Arten auf die natürlichen Standorte gelangte — berechtigen meines Erachtens zu folgenden Schlussfolgerungen: 1. Viele Strandkäfer können den verschiedenen Feuchtigkeitsgrad des Bodensubstrates unterscheiden. 2. Die einzelnen Arten reagieren verschieden gegenüber dem Wassergehalt des Bodens, indem jede Art einen bestimmten Feuchtigkeitsgrad des Substrates verlangt. Dies gilt nicht nur für die im Bodensubstrate grabenden Arten, sondern auch für solche, die sich hauptsächlich auf dem Boden aufhalten. 3. Das Feuchtigkeitspräferendum der meisten untersuchten Arten liegt bei dem Feuchtigkeitsgrad, bei dem dieselbe Art an natürlichen Standorten ihr maximales Vorkommen erreicht.

Da, wie Diagramm 6 ergibt, auch diejenigen Arten, deren Präferenda nicht untersucht worden sind, innerhalb einer bestimmten Feuchtigkeitszone ein maximales Vorkommen haben, glaube ich eine Generalisierung wagen und bemerken zu dürfen, dass die Verteilung der zur Bodenschicht gehörenden Käferarten innerhalb verschiedener Zonen vom Wasserrande landeinwärts hauptsächlich vom Feuchtigkeitsgrade des Bodens bedingt wird.

Für die Bodenfauna scheint somit die Feuchtigkeit ein Faktor von allergrösster Bedeutung zu sein.

Es ist natürlich selbstverständlich, dass die Verteilung der zur Boden-

fauna gehörenden Käferarten innerhalb der verschiedenen Zonen an den Ufern nicht allein vom Feuchtigkeitsgrad des Substrates abhängig ist. An diesen Standorten werden die Insekten von einem ganzen Komplex verschiedener Milieufaktoren beeinflusst, die alle auf Aktivität und Verteilung der Arten bestimmend einwirken. Soweit diese übrigen Faktoren in dieser Hinsicht eine entscheidende Rolle spielen können, werden sie im späteren Zusammenhange zur Behandlung aufgenommen.

Nun fragt man sich, welcher Teil des im Bodensubstrat befindlichen Wassers der biologisch wichtige ist. Im Boden gibt es Wasser, teils in kolloidal gebundener Form von den Bodenpartikeln aufgesaugt oder an der Oberfläche adsorbiert, teils in freier Form in den Zwischenräumen zwischen den Partikeln oder als Wasserdampf in der Luft, die die Mikrokavernen des Bodens ausfüllt. Man könnte annehmen, dass die relative Feuchtigkeit in der Bodenluft der entscheidende Faktor wäre. THAMDRUP (1939) hat die Feuchtigkeitsverhältnisse des Bodens auf den jütländischen Heiden untersucht, wobei er bei einem Vergleich zwischen der Feuchtigkeit in Rohhumus in Gewichtsprozenten und der relativen Feuchtigkeit der Bodenluft zu dem überraschenden Ergebnis gekommen ist, dass von einem Feuchtigkeitsgrad von 20 Gewichtsprozent ab die Luft im Boden annähernd gesättigt ist. Inzwischen hat AGRELL (1941, S. 99—101) gezeigt, dass die Messungen THAMDRUPS wahrscheinlich kein richtiges Resultat ergeben haben, und dass der Feuchtigkeitsgrad, bei welchem die Luft im Bodensubstrat völlig gesättigt ist, in den meisten Substraten erheblich höher liegen muss. AGRELL (1941, S. 101) bemerkt jedoch: »In Bodensubstraten mit einem Wassergehalt von über 50 %, ist unter allen Umständen anzunehmen, dass die Luftfeuchtigkeit im Boden gesättigt ist«. Man muss deshalb davon ausgehen, dass an so feuchten Standorten, wie die von mir untersuchten Ufer, wo die Bodenfeuchtigkeit in Gewichtsprozenten ausgedrückt überall über 50 % liegt, die relative Feuchtigkeit in der Bodenluft annähernd 100 % ist, auch in grösserer Entfernung vom Wasserrande. Selbst habe ich nicht über eine Apparatur verfügt, mit der ich in dieser Beziehung genaue Messungen hätte ausführen können. Ich habe jedoch versucht, mit einem kleinen Lambrechtschen Haarhygrometer die Feuchtigkeit der Luft im Bodensubstrate in verschiedenen Teilen des Strandgebietes zu messen. Innerhalb des ganzen Strandgebietes ist eine niedrigere relative Feuchtigkeit im Bodensubstrat als 97 % nicht gemessen worden, die letztgenannte innerhalb der Feuchtigkeitszone F₁.

Es ist also offenbar, dass es nicht die relative Feuchtigkeit der Luft des Bodensubstrates sein kann, welche die Verteilung der Bodeninsekten innerhalb verschiedener Feuchtigkeitszonen an diesen Ufern bestimmt.

PALMGREN (1939, S. 23) hat gezeigt, dass die Spinne *Dolomedes fimbriatus* von dem Zugang an Trinkwasser abhängig ist. Viele Beobachtungen sind

gemacht worden (z.B. PALMÉN 1944, S. 162; BACKLUND 1945, S. 63), die beweisen, dass auch Käfer, z.B. Carabiden und Staphyliniden, an ihren natürlichen Standorten Wasser trinken, und zwar bei Versuchen im Exiccator mit besonderer Begierde. Selbst habe ich wiederholte Male an den Ufern Carabiden und *Philonthus*-Arten mit dem Kopf in einem Wassertropfen stillstehen sehen, wobei mit grösster Wahrscheinlichkeit anzunehmen ist, dass sie wirklich trinken. Setzt man Strandkäfer dem Austrocknen in einem Exiccator aus, so trinken sie, wenn man ihnen Gelegenheit dazu gibt, mit Begierde. PALMÉN (1944, S. 162—164) hat auch gezeigt, dass Käfer und Hemipteren (z.B. die Carabiden *Agonum marginatum* und *Pterostichus minor*), die beim Austrocknen im Exiccator einen erheblichen Gewichtsverlust erlitten haben, nach dem Trinken bald ihr Normalgewicht und ihre volle Aktivität wiedererlangen. Ich habe auch einige einfache Versuche angestellt, um festzustellen, inwiefern die Strandcarabiden durch Transpiration verlorenes Wasser durch Trinken ersetzen können. Die Versuchstiere wurden in drei Büchsen eingeschlossen, von denen die eine gesättigte Luft enthielt, während in den zwei übrigen die relative Feuchtigkeit der Luft 25 % betrug. Den Versuchstieren in einer der zwei letztgenannten Büchsen wurde Gelegenheit gegeben jede fünfte Stunde zu trinken, in den beiden übrigen dagegen nicht. Bei allen Versuchen hat es sich herausgestellt, dass die Tiere in 25 % Feuchtigkeit innerhalb 24 Stunden sterben, wenn keine Gelegenheit zum Trinken geboten wird, dass sie aber, wenn Gelegenheit dazu vorhanden ist, ebenso lange leben, wie in mit Feuchtigkeit gesättigter Luft, und erst nach 3—4 Tagen sterben, wahrscheinlich aus Hunger. Dies ist hinsichtlich der Carabiden *Elaphrus cupreus*, *Agonum versutum*, *viduum* und *Thoreyi*, *Blethisa multipunctata* und *Pterostichus minor* festgestellt worden. — Die Versuche ergeben deutlich, dass allein Trinkwasser durch Transpiration verlorengegangenes Wasser gut ersetzen kann. Man könnte nun vielleicht annehmen, dass die Ursache für das Vorkommen der meisten Strandkäfer innerhalb der feuchtesten Zonen darin zu suchen wäre, dass sie hier Zugang zu Trinkwasser haben. Dies kann vielleicht ein beitragender Grund für die Verteilung am Strande sein, keinesfalls aber ein entscheidender. An diesen feuchten Standorten ist nämlich die Taubildung so stark, dass die Tiere besonders in der Nacht innerhalb aller Teile des Strandes Gelegenheit haben, zu trinken. Ausserdem nehmen sie mit der Nahrung eine erhebliche Menge Wasser auf.

Da die Strandkäfer fast ständig in einer annähernd feuchtigkeitsgesättigten Atmosphäre leben, ist es natürlich, dass sie gegen Austrocknen sehr empfindlich sind. Oben wurde schon darauf hingewiesen, dass viele der am Strande lebenden Carabidenarten innerhalb weniger als 24 Stunden sterben, wenn sie in einer Luft von 25 % relativer Feuchtigkeit weder zum Trinken noch zum Essen Gelegenheit haben. Experimente über die Resistenz verschiedener Arten

gegen Austrocknung sind von vielen Autoren mit variierender Experimentaltechnik ausgeführt worden (z.B. AGRELL 1941, BACKLUND 1945, PALMÉN & SUOMALAINEN 1945), wobei ganz natürlich die an feuchten Standorten vorkommenden Arten am wenigsten Widerstandskraft zeigten. Die Wassermenge, die das Insekt durch Transpiration verlieren kann ehe es stirbt, ist für verschiedene Arten sehr verschieden, wie UVAROV (1931, S. 69) hervorhebt. Angaben über die Käferarten in dieser Hinsicht finden sich u.a. bei BRO LARSEN (1936), PALMÉN (1944), PALMÉN & SUOMALAINEN (1945) und WIGGLESWORTH (1939, S. 354). Dass auch die Strandkäfer von verschiedener Empfindlichkeit gegen Austrocknung sind, zeigt Tabelle 11, die einen vergleichenden

7. 8. 1945		R. F.	30 %					20 %				
Beginn	15.30	E.c.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		A.T.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	20.30	E.c.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		A.T.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8. 8	8.00	E.c.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		A.T.	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—
	10.30	E.c.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		A.T.	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—
	13.00	E.c.	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—
		A.T.	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—
	21.00	E.c.	+	+	+	+	—	+	+	+	—	—
		A.T.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
9. 8	8.00	E.c.	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—
		A.T.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Tabelle 11. Die Resistenz zweier Carabiden (*Elaphrus cupreus* und *Agonum Thoreyi*) gegen Austrocknung. — lebend, + tot.

Versuch betreffs der Resistenz von *Elaphrus cupreus* und *Agonum Thoreyi* gegen Austrocknung veranschaulicht. Die erstgenannte Art sieht man oft im Sonnenschein am Strande herumlaufen, die letztgenannte hingegen ist skotophil und wird in *Carex*-Büscheln und anderen vor Sonnenschein geschützten Plätzen angetroffen.

Nach 16 Stunden waren schon die meisten *Agonum Thoreyi*-Exemplare tot, während die Mehrzahl *Elaphrus cupreus*-Exemplare noch nach 22 Stunden im Exiccator am Leben waren. Das variierende Resistenzvermögen gegen Austrocknung kann wohl die Verschiedenheiten in der Aktivität und der Verteilung innerhalb Strandpartien mit spärlicherer oder dichter Vegetation erklären, aber kaum die obengenannte Verteilung innerhalb verschiedener Feuchtigkeitszonen; wie schon früher hervorgehoben, besteht für die Bodenkäfer innerhalb des ganzen Strandgebietes die Möglichkeit, Plätze aufzusuchen, an denen die Luft annähernd mit Feuchtigkeit gesättigt ist.

Die Feuchtigkeitspräferenda der hygrophilen Strandkäfer sind scheinbar nicht von der relativen Feuchtigkeit der Luft des Bodensubstrates bedingt, und auch kaum vom Zugang an Trinkwasser. Was kann also der Grund dafür sein, dass die Mehrzahl von ihnen die feuchteren Strandteile bevorzugt? AGRELL (1941, S. 101) hat die Hypothese aufgeworfen, dass die Verteilung der Coll-embohlenarten innerhalb Substraten von verschiedener Feuchtigkeit auf dem variierenden Vermögen der Arten beruht ihren Wasserbedarf aus dem umgebenden Substrate zu decken, wobei zu merken ist, dass das Saugvermögen des Tieres grösser sein muss, als das Vermögen des Substrates, Wasser zu behalten. Dies kann kaum die Ursache zur Vorliebe der Insekten für wässrige Strandgebiete sein, wenn man bedenkt, dass die Taubildung überall am Strandgebiete stark ist.

Nun ist jedoch zu beachten, dass obwohl die hygrophilen Strandkäfer in einer Umgebung leben, wo die Luft mit Feuchtigkeit gesättigt ist, dennoch eine Transpiration ihrer Körper möglich ist. Meine Untersuchungen (Kap. V) haben gezeigt, dass die Körpertemperatur der Insekten im allgemeinen mindestens um einige Grade höher ist, als die der sie umgebenden Luft. Die relative Feuchtigkeit wird im freien Luftraum gemessen. Die Verdunstung geschieht an der Oberfläche des Insekts, und da diese wärmer ist als die Luft, ist die relative Feuchtigkeit dort weniger als 100 %, auch wenn die Luft der Umgebung mit Feuchtigkeit gesättigt ist. Wenn z.B. die Luft bei 18° gesättigt ist, beträgt die relative Feuchtigkeit bei 20° 89 %, bei 25° 67 % und bei 30° 51 %. Wenn eine Carabide sich in Aktivität befindet, steigt ihre Temperatur um 3—4°, und bei Sonnenbestrahlung mindestens 10° über die Temperatur der Umgebung. Unter diesen Umständen kann man also annehmen, dass eine für den Käfer verhängnisvolle Transpiration stattfinden kann.

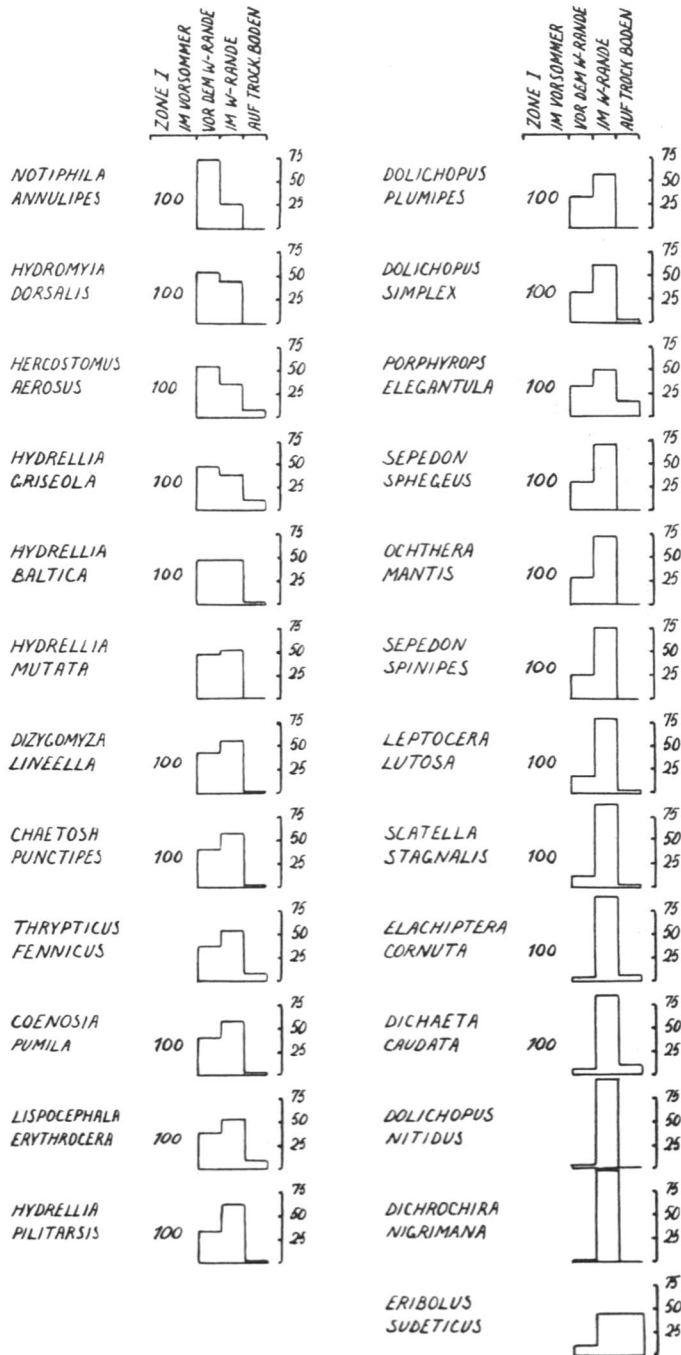
Nun kann man beobachten, dass die hygrophilen Bodenkäfer an ihren natürlichen Standorten innerhalb der feuchtesten Teile des Strandgebietes immer glänzend nass sind, und es scheint, als ob deren Chitinpanzer mit einem dünnen Wasserhäutchen überzogen wäre. Es ist möglich, dass ein derartiges Häutchen eine verhängnisvolle Transpiration verhindert, die sonst auch in mit Feuchtigkeit gesättigter Luft erfolgen würde. Man muss damit rechnen, dass die Insekten nur in wässrigem oder nassem Bodensubstrat ihre Körperoberfläche feucht halten können.

In der Fauna der Feldschicht bilden, wie früher hervorgehoben, (S. 40) die Dipteren im Vor- und Hochsommeraspekt einen stark dominierenden Einschlag. Im Vorsommer werden alle dann vorkommenden Arten innerhalb der Zone I angetroffen, wo die aus dem Wasser ragende Vegetation das einzige Milieu innerhalb des Strandgebietes darstellt, in dem sie sich zu dieser Zeit aufhalten können. Wenn allmählich immer grössere Teile des Bodens

innerhalb des supraaquatilen Strandgebietes trockengelegt werden, folgen die innerhalb der Zone I zusammengedrängten Arten, ebenso wie die Bodeninsekten, dem sinkenden Wasser nach aussen. Diagramm 8, das auf den innerhalb der verschiedenen Vegetationszonen angestellten Probeflächenanalysen fusst (50 Kescherschläge), während der Zeit, in der grössere oder kleinere Teile des supraaquatilen Strandgebietes trockengelegt sind und die Insekten somit die Möglichkeit haben, die für sie optimalen Gebiete aufzusuchen, gibt eine Vorstellung von der Verteilung der Dipteren, die in P p p im Jahre 1945 in einzelnen Proben als Dominanten vorkommen, oder als Influente bzw. Rezedenten im Laufe einer längeren Zeit. Die Zahl 100 links von jedem Teildia-gramm deutet an, dass die betreffende Art innerhalb der Zone I bei Hochwasserstand im Vorsommer vorgekommen ist; zu dieser Zeit werden natürlich 100 % aller Individuen hier angetroffen. Die später im Sommer analysierten Probeflächen sind in drei Gruppen eingeteilt worden: 1. In der aus dem Wasser ragenden Vegetation vor dem Wasserrande, 2. im Wasserrande selbst und 3. auf trockenerem Boden in weiterer Entfernung vom Wasserrande. Sämtliche Exemplare der betreffenden Arten innerhalb aller Probeflächen sind registriert und die prozentuale Verteilung jeder Art innerhalb der drei genannten Gruppen berechnet worden.

Das Diagramm 8 zeigt mit wünschenswerter Deutlichkeit in wie hohem Grade die Dipteren innerhalb der feuchtesten Teile des Strandgebietes konzentriert sind. Einige Arten, wie *Notiphila annulipes*, *Hydromyia dorsalis* und *Hercostomus aerosus*, haben sogar ein ausgeprägtes Optimum in der Vegetation ausserhalb des Wasserrandes. Die meisten treten inzwischen mit einem mehr oder weniger ausgeprägten Optimum innerhalb der Teile des Strandes auf, im Wasserrande und gleich innerhalb derselben, wo der Erdboden am feuchtesten ist. Von diesen Arten ist *Eribolus sudeticus* die einzige, die in der Vegetation in weiterer Entfernung vom Wasserrande reichlich angetroffen wird.

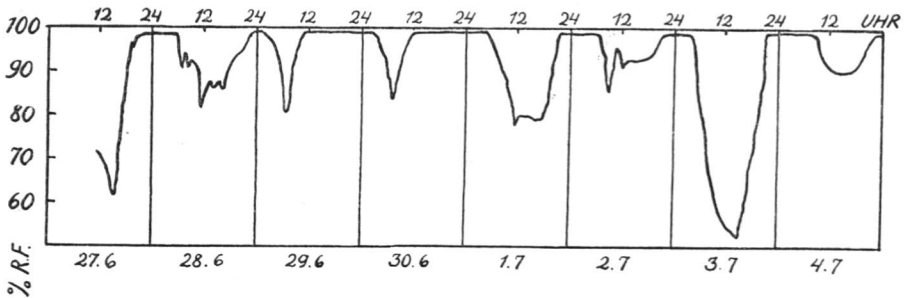
Der Faktor, der diese starke Konzentration von Dipteren um den Wasserrand herum bedingt, kann wohl kaum ein anderer als die Feuchtigkeit sein. Da indessen diese Insekten sich teils auf dem Boden oder auf der Wasseroberfläche, teils in der Vegetation recht hoch über dem Boden aufhalten, muss man annehmen, dass sie nicht im selben Grade wie die Insekten der Bodenschicht direkt von dem Feuchtigkeitsgrad des Bodens beeinflusst sind. Das wahrscheinlichste ist, dass die Feuchtigkeit was diese Arten anbetrifft, jedenfalls hauptsächlich, ein indirekt wirkender Faktor ist. Die hier reichlich auftretenden Ephydriden sind z.B. darauf spezialisiert, Nahrung von der Wasseroberfläche selbst aufzunehmen. Die auf Grund der Feuchtigkeitsverhältnisse am Wasserrande selbst angehäuften gewaltigen Collembolenmengen — welche Tiere, wie ich beobachtet habe, als Nahrung für viele Dipteren dienen — tragen zu der hohen Abundanz dieser Arten innerhalb dieses Strandgebietes



Diagr. 8. Die Verteilung einiger Fliegenarten der Feldschicht in P p p innerhalb verschiedener Feuchtigkeitszonen am Strande. Senkrechte Achse: Prozentuale Frequenz. Waagerechte Achse: Die Feuchtigkeitszonen.

bei. Das Optimum vieler Arten beim Wasserrande dürfte auch mit ihrer Biologie zusammenhängen. So leben z.B. die Larven der *Hydrellia*-Arten in Wasserpflanzen als Minierer, die der meisten Dolichopodiden, *Leptocera lutos*, *Scatella stagnalis* und wahrscheinlich die vieler anderer in ganz nassem Bodensubstrat. Die relative Feuchtigkeit innerhalb der Feldschicht dürfte die Verteilung der Fliegen nicht bedingen. Messungen mit dem Hygrometer in einer Höhe von 20 cm. oberhalb des Bodens haben ergeben, dass keine augenfälligen Feuchtigkeitsdifferenzen zwischen den verschiedenen Teilen des Strandes in dieser Hinsicht festgestellt werden können.

Während die Insekten der Bodenschicht in einer Umgebung leben, in der die Luft ständig ganz oder annähernd mit Feuchtigkeit gesättigt ist, wird das Milieu der Insekten der Feldschicht dadurch gekennzeichnet, dass die relative Feuchtigkeit der Luft zu verschiedenen Zeiten des Tages grossen



Diagr. 9. Die Schwankungen der relativen Feuchtigkeit der Luft in P p p während der Zeit 27. 6—4. 7. 1938.

Schwankungen unterworfen ist. Man kann deshalb vermuten, dass die Luftfeuchtigkeit ein Faktor ist, der die Aktivitätsperiode vieler, besonders schwach chitinisierter Insektenformen in der Feldschicht begrenzt. Dagegen dürften die Aktivitätsperioden der Insekten der Bodenschicht hauptsächlich von anderen Faktoren, vor allem der Temperatur bestimmt werden (vgl. S. 87).

Eine Vorstellung von den Schwankungen der relativen Luftfeuchtigkeit an den Standorten gibt Diagramm 9, das während der Zeit 27. 6—4. 7. 1938 von einem Hygrographen aufgezeichnet wurde, der auf dem Boden innerhalb der Vegetation von Zone I in P p p in 10 Meter Entfernung vom Wasserrande placiert war. Messungsserien in verschiedenen Teilen der Vegetation des Strandgebietes zu anderen Zeitpunkten haben im Prinzip ähnliche Resultate ergeben, weshalb die Kurve für die Feuchtigkeitsverhältnisse an diesen Standorten als repräsentativ angesehen werden kann.

Die relative Luftfeuchtigkeit variiert natürlich recht bedeutend an verschiedenen Tagen und ist zu den verschiedenen Tageszeiten grossen Schwankungen

unterworfen. Sehr bezeichnend ist indessen, dass die Luft fast alle Nächte annähernd mit Feuchtigkeit gesättigt ist. Ihren maximalen Wert erreicht die Luftfeuchtigkeit gewöhnlich um ungefähr 20 Uhr, und dieser Wert wird beibehalten bis die Sonne in den Morgenstunden den Strand zu beleuchten beginnt.

Die Luftfeuchtigkeit spielt im Leben der Insekten eine sehr bedeutende Rolle. BODENHEIMER (1928) hebt hervor: »In Bezug auf Temperatur und Luftfeuchtigkeit gibt es für Insekten eine optimale Kombination, die für verschiedene Stadien derselben Art verschieden ist. Jede Entfernung vom Optimum wirkt lebensverkürzend, und dies um so mehr, je weiter die Entfernung vom Optimum ist». Untersuchungen über das Verhalten der Insekten zur Luftfeuchtigkeit allein und kombiniert mit der Temperatur haben in den letzten Jahrzehnten zu einer reichen Literatur Anlass gegeben. Die Probleme sind teils aus rein physiologischen, teils aus ökologischen Gesichtspunkten angegriffen worden.

Einen erheblichen Beitrag zu diesen Untersuchungen stellen die von GUNN, KENNEDY, COSWAY und PIELOU ausgeführten Experimente dar. Durch Versuche in Feuchtigkeitsorgeln, »Alternative Chamber» und »The ring gradient» (GUNN & KENNEDY 1936), ist dargelegt worden, dass viele Insekten zwischen verschiedenen Feuchtigkeitsgraden der Luft unterscheiden können, und dass viele Insektenarten ein bestimmtes Feuchtigkeitsoptimum haben. Untersuchungsobjekte sind u.A. gewesen: *Blatta orientalis* (GUNN 1934, GUNN & COSWAY 1938), *Tenebrio molitor* (PIELOU & GUNN 1940), afrikanische Heuschrecken (KENNEDY 1939). VAN HEERDT (1946) hat das Verhalten von *Forficula auricularia* zu Luft von verschiedener relativer Feuchtigkeit untersucht, und gefunden, dass das Optimum der Art zwischen 70 und 90 % liegt.

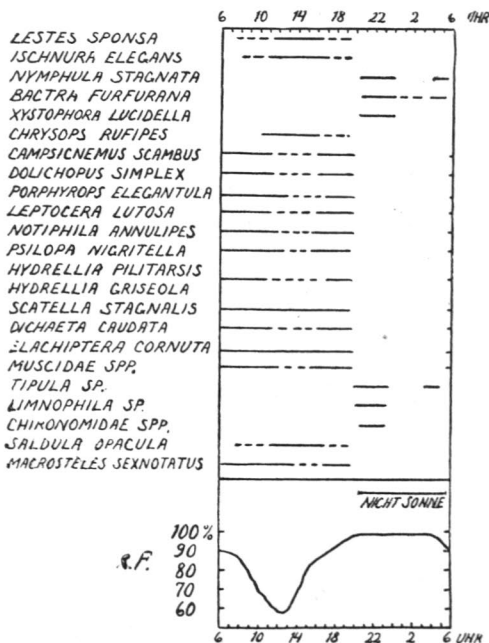
PALMÉN (1944, S. 129—130) hat gezeigt, dass einige Käfer (*Bembidion Doris*, *Agonum marginatum* und *Bledius arenarius*) positiv hygrotaktisch gegenüber Luft von verschiedener relativer Feuchtigkeit reagieren, während PALMGREN (1939) bei der Spinne *Dolomedes fimbriatus* keine positive Reaktion feststellen können. BACKLUND (1945, S. 69—71) hat durch Experimente dargetan, dass viele Arthropoden, die in Tangbetten leben, in erheblichem Grade von dem Feuchtigkeitsgrad der Luft abhängig sind. GÖSSWALD (1940) hat eine »Luftfeuchtigkeitsorgel» konstruiert und gezeigt, dass viele Ameisen eine mit Feuchtigkeit gesättigte Luft verlangen und auch gegen geringe Herabsetzung des Feuchtigkeitsprozentes sehr empfindlich sind.

FRANZ (1931) und KROGERUS (1937) heben die grosse Bedeutung der Luftfeuchtigkeit für die Verteilung der Insektenarten an Standorten mit variierendem Mikroklima hervor.

Untersuchungen haben gezeigt, dass die relative Luftfeuchtigkeit (Feuchtigkeitsdefizit ist als ein besseres Mass oft hervorgehoben worden) für die Aktivität der Insekten an ihren natürlichen Standorten von allergrösster

Bedeutung ist, und dass viele ein bestimmtes Feuchtigkeitsoptimum besitzen, in dem ihre Aktivität am grössten ist. BRO LARSEN (1936, S. 190—192) hat gezeigt, dass ein bestimmter Feuchtigkeitsgehalt in der Luft nötig ist, damit *Bledius arenarius* aus seinen Erdgängen herauskommen und zu schwärmen beginnen soll. In geschlossenen Räumen, wo die Feuchtigkeit 90 % untersteigt, sterben die Tiere bald. Dieselbe Verfasserin hat auch festgestellt, dass die Aktivität einiger Noctuiden von dem Feuchtigkeitsgrade der Luft recht unabhängig ist (1943 a).

In der Absicht, die Aktivitätsperioden der Strandinsekten zu studieren, habe ich mich öfters während eines ganzen Tages im Untersuchungsgebiete aufgehalten, wobei jede halbe Stunde Aufzeichnungen über die Aktivität der Arten gemacht wurden. Diagramm 10 ist auf Grund der Beobachtungen am 14. 7. 1938 in P p p gezeichnet worden. In dem Diagramm sind alle zu dieser Zeit als Dominanten und Influenten in der Feldschicht vorkommenden Arten sowie einige in die Augen fallende Rezedenten aufgenommen. Übereinstimmende Beobachtungen sind zu anderen Zeitpunkten betreffs derselben Arten gemacht worden. Während der ganzen 24 Stunden war der Himmel so gut wie



Diagr. 10. Die Tagesrhythmik einiger Strandinsekten nach Beobachtungen in P p p am 14. 7. 1938. Ungebrochene Linie: Volle Aktivität. Gebrochene Linie: Herabgesetzte Aktivität. Von 20.40 Uhr bis 5.30 Uhr ist der Strand nicht Sonnenbestrahlt. Unten: Die Schwankungen der relativen Luftfeuchtigkeit. Näheres im Text.

wolkenfrei, und die Sonne beleuchtete den Strand von 5.30 bis 20.30 Uhr. Die Kurve in dem Diagramm veranschaulicht die Schwankungen in der relativen Feuchtigkeit innerhalb 24 Stunden. Bei jeder Art ist zwischen drei Aktivitätsgraden unterschieden worden: 1. Volle Aktivität — die Insekten fliegen spontan und reichlich auf dem Strand umher. 2. Schwache Aktivität — nur einzelne Exemplare fliegen spontan umher und 3. Keine Aktivität — alle Exemplare der betreffenden Art ruhen in der Vegetation. Das Bild, das man auf diese Art von der Aktivität der Insekten an den Ufern erhält, ist natürlich nicht exakt, dürfte aber eine Vorstellung über die grossen Verschiedenheiten geben, die zwischen der Tagesrhythmik der Arten herrscht.

Das Diagramm 10 zeigt, dass die untersuchten Arten, die c:a 80 % des Insektenbestandes ausmachen, hinsichtlich ihrer Aktivitätsperiode in zwei ganz verschiedene Gruppen eingeteilt werden können: 1. Arten, deren Aktivität in die Zeit fällt, in der die Sonne den Strand beleuchtet. Hierher gehören alle untersuchten Vertreter der Dipterenfamilien *Dolichopodidae*, *Ephydridae* und *Chloropidae*, *Chrysops rufipes*, *Lestes sponsa*, *Ischnura elegans*, *Saldula opacula* und die Cicadinen. Ein kleinerer Teil derselben (*Chrysops*, *Lestes*, *Ischnura*, *Saldula*) sind im heissesten Sonnenschein zwischen 12—16 Uhr am aktivsten, während die Mehrzahl ihre Aktivität um 5.30 Uhr beginnt, wenn die Sonne anfängt den Strand zu beleuchten, und den ganzen Vormittag über grosse Aktivität aufweist, mitten am Tag ermattet, um um 16—20 Uhr wieder volle Aktivität zu zeigen. 2. Arten, deren Aktivität etwa um 20 Uhr Abends beginnt, bis Mitternacht andauert, für einige Stunden nach Mitternacht ermattet, um wieder — was einige Arten anbelangt — in den Morgenstunden der Nacht für kürzere Zeit einzusetzen. Zu dieser Gruppe gehören die Chironomiden, Tipuliden und die Schmetterlingarten *Nymphula stagnata*, *Bactra furfurana* und *Xystophora lucidella*.

Nun ist es offenbar, dass die Aktivität der Strandinsekten nicht von einem Faktor bestimmt wird, sondern von vielen Faktoren, vor Allem der Temperatur, dem Licht und der Luftfeuchtigkeit. Man scheint zur Annahme berechtigt zu sein, dass die Tagesrhythmik jeder einzelnen Art von einer bestimmten Intensität irgendeines dieser Faktoren ausgelöst wird, vorausgesetzt, dass die Intensität der übrigen Faktoren innerhalb für jede Art bestimmter Grenzen liegt.

	R.F.	100 %	94 %	85 %	79 %	76 %	53 %	44 %	10 %
Bactra furfurana ..	24 Stunden	—	—	+	+	+	+	+	+
	48 »	—	—						
Saldula opacula	24 »	—	—	—	—	—	—	—	+
	48 »	—	—	—	—	—	—	+	+
	36 »	—	—	—	—	—	+	+	
		—	—	—	—	—	—	—	—

Tabelle 12. Die Resistenz zweier Strandinsekten gegen Austrocknung. — lebend, + tot. Näheres im Text.

Tabelle 12 zeigt einen vergleichenden Versuch über die Lebenslänge in geschlossenen Räumen mit verschiedener relativer Feuchtigkeit (Mit Salzlösungen nach JANISCH, 1933 hergestellt) bei *Bactra furfurana* und *Saldula opacula* in einer Temperatur von 18°. Es geht deutlich hervor, dass *Bactra*

furfurana, die fliegt, wenn die relative Feuchtigkeit am grössten ist, sehr empfindlich gegen Austrocknung ist, während die in der trockensten Tageszeit aktive *Saldula opacula* lange leben bleibt, sogar in einer relativen Feuchtigkeit von 40—50 %. Eine andere Versuchsserie, Tabelle 13 zeigt, dass der am Tage fliegende *Dolichopus simplex* weniger resistent ist gegen Austrocknung als der Abendflieger *Nymphula stagnata*. Beide verlangen indessen hohe Luftfeuchtigkeit für ihre Existenz.

	R.F.	100 %	80 %	70 %	50 %	20 %
<i>Nymphula stagnata</i>	4 Stunden	—	—	—	+	+
	8 »	—	—	+	+	+
	12 »	—	—	—	—	—
	16 »	—	—	—	—	—
	20 »	—	—	—	—	—
	24 »	—	—	—	—	—
<i>Dolichopus simplex</i>	4 »	—	—	+	+	+
	8 »	—	—	—	+	+
	12 »	—	—	—	—	—
	16 »	—	—	—	—	—
	20 »	—	—	—	—	—
	24 »	—	—	—	—	—

Tabelle 13. Die Resistenz zweier Strandinsekten gegen Austrocknung. — lebend, + tot. Näheres im Text.

Die Aktivität der zur ersten Gruppe gehörender, während der hellen Tageszeit fliegenden Arten wird offenbar von der Temperatur oder dem Licht ausgelöst; es ist durchaus klar, dass die Aktivitätsperiode in dem Augenblick beginnt, wenn die ersten Sonnenstrahlen den Strand beleuchten und aufhört, wenn die Sonne unter geht. Dass jedoch eine Ermattung in der Aktivität vieler Arten nach Mittag eintritt und die Tiere dann geschützte Plätze in der Vegetation aufsuchen, dürfte darauf beruhen, dass die relative Feuchtigkeit zu dieser Zeit allzu tief sinkt (siehe Diagramm 10). *Dolichopus simplex* erwies sich auch als wenig resistent gegen Austrocknung. Die Mehrzahl dieser Tagflieger verlangen offenbar eine hohe relative Feuchtigkeit für ihre Aktivität. Sehr augenscheinlich ist, dass die Aktivität der zu der anderen Gruppe zählenden Arten dann anfängt, wenn die Luft annähernd mit Feuchtigkeit gesättigt ist. Die Annahme liegt nahe, dass die Aktivität der Tipuliden, Chironomiden und Kleinschmetterlinge zum grossen Teil von der relativen Feuchtigkeit bestimmt wird. Die Inaktivität nach Mitternacht kann vielleicht davon abhängen, dass die Temperatur zu dieser Zeit allzu tief ist, um eine Aktivität zu gestatten. Diese schwach chitinisierten Insektenformen haben augenscheinlich nur wenig

wirksame Schutzmittel gegen Transpiration, was eine grössere Aktivität unmöglich macht, wenn die Luft nicht vollständig oder annähernd mit Feuchtigkeit gesättigt ist. *Bactra furfurana* erwies sich auch als sehr empfindlich gegen Austrocknung.

Indessen kann die Tagesrhythmik dieser Abend- und Morgenflieger nicht nur mit den Schwankungen der relativen Feuchtigkeit der Luft in Zusammenhang gebracht werden. Das Licht dürfte auch für diese Arten eine grosse Rolle spielen, denn der Zeitpunkt, an dem die Luft annähernd mit Feuchtigkeit gesättigt ist, fällt mit dem Sonnenuntergang und dem Eintritt der Dämmerung zusammen. Hinsichtlich *Nymphula stagnata* haben Versuche, die später (S. 96—97) besprochen werden sollen gezeigt, dass die Beleuchtung tatsächlich der Faktor sein muss, der die Aktivität bewirkt. Aber Voraussetzung dafür, dass eine Auslösung stattfindet, ist, dass die Luftfeuchtigkeit hoch ist.

Schon diese sporadischen Beobachtungen dürften genügen, um konstatieren zu können, dass die Luftfeuchtigkeit ein wichtiger ökologischer Faktor im Leben der Strandinsekten ist. Alle eigentlichen Strandinsekten sind hygrophile Arten, die eine hohe relative Feuchtigkeit verlangen, um sich in ihrem Milieu zurechtzufinden. Besonders die Tagesrhythmik der Insekten dürfte von diesem Faktor stark beeinflusst werden. Eine bestimmte, und in den meisten Fällen hohe relative Luftfeuchtigkeit ist erforderlich, damit die Aktivität der Insekten an diesen Standorten einsetzen soll.

B. Die Temperatur.

Die Temperatur als äusserst wichtiger Faktor im Leben der Insekten wird von UVAROV (1931) zusammenfassend behandelt. Um die Verteilung und Aktivität der Insekten innerhalb eines Standortes zu verstehen, muss besonders das Mikroklima in Betracht gezogen werden. Verblüffend grosse Temperaturunterschiede können auch im kleinsten Raum ein und desselben Standortes nachgewiesen werden (z.B. MAZEK-FIALLA, 1940).

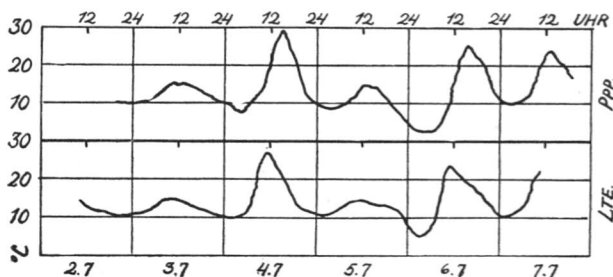
Planmässige Untersuchungen über die Abhängigkeit der Strandinsekten vom Temperaturfaktor sind nicht angestellt worden, obwohl zerstreute Angaben über die Temperaturabhängigkeit verschiedener Arten, darunter auch solcher, die innerhalb meines Untersuchungsgebietes vorkommen, in der Literatur vorhanden sind. Das Verhalten verschiedener Carabidenarten zur Temperatur wird von LINDROTH (1945) erwähnt. In seiner Arbeit über *Oodes gracilis* (1943) schenkt genannter Forscher auch dem Temperaturfaktor grosse Aufmerksamkeit.

Durch Serien von Temperaturmessungen (mit selbstregistrierenden Thermographen, Maximum- und Minimumthermometern, gewöhnlichen Quecksilberthermometern) in verschiedenen Teilen der Strandgebiete während der

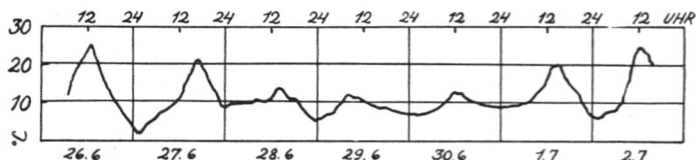
ganzen Vegetationsperiode habe ich die charakteristischen Züge der thermischen Verhältnisse der Ufer studiert. Die Diagramme 11—15 sind auf Grund eines Teiles dieser Messungen ausgeführt worden.

Die Diagramme 11 und 12 sind von Thermographen aufgezeichnet, 11 in P p p und L t e während der Zeit 2. 7—7. 7. 1938, 12 in L t e während der Zeit 26. 6—2. 7. 1938. Das Diagramm 11, dessen beide Kurven während derselben Zeit an beiden untersuchten Ufern aufgezeichnet wurden, gestattet, die Wärmeverhältnisse an denselben miteinander zu vergleichen. An beiden Ufern ist der Thermograph in 10 Meter Entfernung vom Wasserrande aufgestellt worden und zwar auf dem Boden in einer Vegetation von annähernd gleicher Dichte. Die Kurven zeigen, dass wenn auch an gewissen Tagen recht grosse Unterschiede zwischen den höchsten und den niedrigsten Temperaturen vorhanden sind, die Temperaturverhältnisse doch im allgemeinen nicht besonders extrem sind, verglichen mit denen an vielen anderen Standorten. Hier spürt man den temperatenausgleichenden Einfluss des in der Nähe liegenden Wassers. Dass P p p, das gegen S exponiert ist, ein wärmerer Standort ist, als L t e, das gegen E exponiert ist, scheint ganz natürlich zu sein. Im Zusammenhange mit der Exposition steht auch, dass die maximale Temperatur des Tages in L t e um 10 Uhr herum erreicht wird, in P p p dagegen erst etwa um 14 Uhr.

Die Diagramme 11—12 geben nur ein ungefähres Bild von den Temperaturverhältnissen in den Strandgebieten, denn die Temperatur variiert natürlich beträchtlich in verschiedenen Teilen ein und desselben Strandes. Eine



Diagr. 11. Der Temperaturwechsel in P p p und L t e während der Periode 2. 7—7. 7. 1938. Näheres im Text.

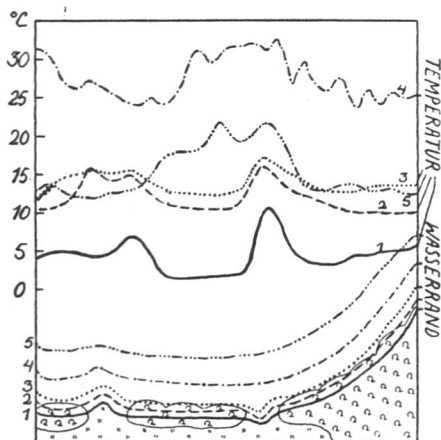


Diagr. 12. Der Temperaturwechsel in P p p während der Periode 26. 6—2. 7. 1938. Näheres im Text.

Vorstellung von der Bodentemperatur in verschiedenen Teilen von P p p während des grösseren Teiles der Vegetationsperiode erhält man aus Diagramm 13. Die Messungen, die dem Diagramm zugrunde liegen, sind in Richtung des Wasserrandes dem Strande entlang angestellt worden; jede Messung ist um 12—13 Uhr in 50 cm. Entfernung vom Wasserrande ausgeführt worden, und zwar gleich unter der Schicht von Moos oder vermodenden Pflanzenteilen, die den Boden bedeckt. Messungen sind zu folgenden Zeitpunkten ausgeführt worden: 8. 5. 1944 (Linie 1), 28. 5. 1944 (Linie 2), 4. 6. 1944 (Linie 3), 9. 7. 1945 (Linie 4) und 8. 9. 1945 (Linie 5). Die untersten Linien im Diagramme veranschaulichen die Lage des Wasserrandes zur Zeit der Messungen.

Das Frühjahr 1944 war kalt und spät. Zur Zeit der ersten Temperaturmessungen (8. 5.) waren grosse Teile des Lojo-Sees noch eisbedeckt, aber der innerste Teil der Bucht Pitkäperänpohja war schon eisfrei. Am 7. und 8. Mai waren die ersten warmen Sonnentage seit dem 25. April. Die Linie 1 zeigt, dass die Temperatur im grösseren Teil des Strandgebietes zwischen $+2$ und $+5^{\circ}$ variiert. (Hier und im Nachstehenden sind immer Celsiusgrade gemeint.) Zwei Gebiete sind jedoch erheblich wärmer als der übrige Strand, $+7$ und $+11^{\circ}$. In der späteren Hälfte des Monats Mai trat eine lange Wärmeperiode ein, und Messungen am 28. 5. (Linie 2) zeigen, dass die Temperatur längs des ganzen Strandes bedeutend gestiegen war. Die zwei Wärmegebiete lassen sich immer noch deutlich unterscheiden; eines derselben ist ausgedehnter geworden. Am 4. 6. ist die Temperatur weiter gestiegen und die Wärmegebiete haben sich erweitert.

Die Ursache zur Entstehung dieser deutlichen Wärmegebiete ist darin zu suchen, dass die Uferlinie an diesen Stellen landeinwärts kleine Buchten bildet. Diese sind ganz seicht, und hier wird dunkles verwelktes Vorjahrslaub angespült. Die kleinen Lagunen sind der Sonne mehr ausgesetzt als der übrige Strand, und das seichte Wasser in denselben wird stark erwärmt; das dunkle Laub trägt zur Erwärmung bei, indem es die Sonnenwärme stark absorbiert. Das feuchte Strandgebiet, das sich am nächsten um diese Buchten erstreckt,



Diagr. 13. Temperaturmessungen am Ufer entlang 1/2 m. landeinwärts vom Wasserrande in P p p. Linie 1: 8. 5. 1944. Linie 2: 28. 5. 1944. Linie 3: 4. 6. 1944. Linie 4: 9. 7. 1945. Linie 5: 8. 9. 1945. Die Kurven oben veranschaulichen die Temperaturschwankungen, die Kurven unten die Lage des Wasserrandes zur Zeit der Messungen. Vgl. im übrigen den Text.

erhält somit von der magasinieren Wärme und unterscheidet sich betreffs Temperatur bedeutend vom Strande im übrigen. Das Vorhandensein solcher Wärmegebiete am Strandstandorten ist auch von LINDROTH (1943) konstatiert worden.

Dass nicht allein die Tagestemperatur, sondern auch die Minimumtemperatur während der Nacht in den Wärmegebieten höher liegt als an den übrigen Teilen des Strandes, zeigt folgende kleine, mit Maximum- und Minimumthermometern angestellte Messungsserie (P p p 9—11. 5. 1944). 1 = Wärmegebiet, 2 = Kältegebiet, 3 = südexponierter, trockener Abhang 100 Meter vom Strande entfernt; ist vergleichshalber mitgenommen worden.

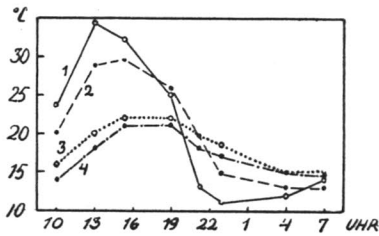
	9—10. 5. 1944	10—11. 5. 1944
1.	13.5—2.5°	11—3.5°
2.	9—0°	7.5—2°
3.	15—2.5°	15—2.5°

Tabelle 14. Erklärung im Text.

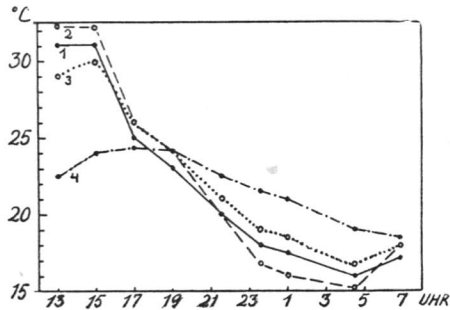
Wenn der Sommer fortschreitet und immer grössere Strandgebiete trockengelegt werden, steigt die Temperatur über dem ganzen Strande. Linie 4, auf Grund von Messungen am 9. 7. 1945 aufgezeichnet, zeigt, dass die Temperatur zu dieser Zeit mitten am Tage im Sonnenschein zwischen +24 und +33° variiert. Das wärmste Gebiet ist nun die Mitte des Strandes; auf Grund der beim Absinken des Wassers veränderten topographischen Verhältnisse ist nun der Bucht selbst der am günstigsten exponierte Teil des Strandes. Im Spätsommer beginnt natürlich die Temperatur im Strandgebiete wieder zu sinken, und die Messungen vom 8. 9. 1945 zeigen, dass die Mitte der Bucht nun ein Wärmegebiet ist, wo die Temperatur zur wärmsten Tageszeit bedeutend höher ist (+15—22°) als innerhalb des Strandgebietes im Übrigen, wo die Temperatur zwischen +11 und 14° liegt.

Diagramm 14 veranschaulicht wie die Temperatur innerhalb 24 Stunden am 3—4. 6. 1938 variiert, also bei Hochwasserstand im Vorsommer, mitten in der Bucht sowohl an der Oberfläche des Anspülichtwalles wie in demselben. Vergleichshalber ist eine Kurve mitgenommen worden, welche die Temperatur des Wassers gleich aussenhalb des Anspülichtwalles zeigt. Wie daraus hervorgeht, ist die Temperatur der Oberfläche des Anspülichtwalles grossen Schwankungen unterworfen. Auch die Temperatur des Wassers variiert an sonnigen Tagen erheblich. Dagegen sind die Temperaturunterschiede im Anspülichtwall selbst innerhalb 24 Stunden recht unbedeutend und um so kleiner je tiefer man kommt. Nachts ist die Temperatur im Anspülichtwall 6—7° höher als an der Oberfläche.

Die Messungen, die dem Diagramm 15 zugrunde liegen, sind später im Sommer angestellt worden, innerhalb Zone II in P p p. Im Wasser zwischen den dichten *Carex*-Büscheln sind die Temperaturunterschiede bedeutend grösser als in den Büscheln. Je tiefer in den Büscheln die Messungen vorgenommen werden, desto kleinere Temperaturamplituden können festgestellt werden. Auch hier stellt es sich also heraus, dass die Temperatur des Nachts innerhalb der Büschel am höchsten ist.



Diagr. 14. Temperaturmessungen am 3.—4. 6. 1938 in P p p. — 1. Am Anspülichtwall. 2. Die Temperatur des Wassers. 3. Im Anspülichtwall (3 cm). 4. Im Anspülichtwall (5 cm).



Diagr. 15. Temperaturmessungen am 14.—15. 7. 1938 in P p p. — 1. Im Wasser zwischen den *Carex*-Büscheln. 2. Am Büschel. 3. Im Büschel (5 cm). 4. Im Büschel (10 cm).

	26. 6	27. 6	28. 6	29. 6	30. 6	1. 7	2. 7
Am Wasserrande. F ₄	23.5–9°	24–12°	16.5–9°	18–11°	23–13°	26–9.5°	26–9°
3 m. vom Wasserrande. F ₃	23.5–7.5°	22–11°	15.5–8.5°	18–11°	22–13°	24–9°	24–9°
6 m. vom Wasserrande. F ₂	28–5.5°	24.5–10°	17.5–7°	19.5–11°	24–12°	29–8°	26–7°
8 m. vom Wasserrande. F ₁	31–4°	26.5–9°	16.5–6°	18–10°	26–11.5°	33–7°	29.5–6°

Tabelle 15. Temperaturmessungen in P p p während der Periode 26. 6—2. 7. 1938. (Maximum- und Minimumtemperaturen).

Zum Schluss sind Serien von Temperaturmessungen zu verschiedenen Zeiten in P p p angestellt worden, und zwar längs Profillinien vom Wasserrande landeinwärts, um festzustellen, wie sich die Temperaturverhältnisse innerhalb verschiedener Feuchtigkeitszonen gestalten. Die Tabellen 15—17 veranschaulichen die Ergebnisse. Tabelle 15 zeigt die Temperaturverhältnisse während der Woche 26. 6—2. 7. 1938, als das Wetter meist schön war, und immer nur, ausser am 27. und 28. 6. Sonnentage waren. Beim Wasserrande sind die Minimumtemperaturen höher und die Maximumtemperaturen im allgemeinen niedriger als auf trockenerem Boden. Je grösser die Entfernung bis zum Wasserrande ist, umso grösser werden die Temperaturamplituden

	25. 8	26. 8	27. 8	28. 8
Am Wasserrande. F ₄	21—13.5°	21—12.5°	18—9°	22.5—14°
3 m. vom Wasserrande. F ₃	22—12°	22—12°	18—8.5°	22.5—13.5°
6 m. vom Wasserrande. F ₂	21—12°	21—12°	18—8°	22—13°

Tabelle 16. Temperaturmessungen in P p p während der Periode 25. 8—28. 8. 1945. (Maximum- und Minimumtemperaturen).

während 24 Stunden. — Tabelle 16 wieder zeigt eine entsprechende Messungsserie während einer 4 Tage langen Regenperiode, 25—28. 8. 1945. Auch nun werden regelmässig die höchsten Minimumtemperaturen am Wasserrande gemessen, während die Maximumtemperaturen in verschiedenen Entfernungen vom Wasserrande fast dieselben sind. Das an früheren warmen Tagen erwärmte Wasser des Sees bewirkt, dass die feuchtesten Gebiete des Ufers nun langsam abgekühlt werden. — Tabelle 17 fusst auf Messungen zu Ende des

	30. 8	31. 8	1. 9	2. 9	3. 9
Zone III, 3 m. vom Wasserrande. F ₄	27.5—11°	26—15°	29—13°	25—16°	23—10.5°
An der Grenze zwischen Zone III und II. F ₃	29—12.5°	29—16°	32—15°	25—16.5°	27—11°
In der Mitte der Zone II. F ₂	28—11°	28—15°	33—13°	25—16°	22—10°
An der oberen Grenze der Zone I. F ₁	36—9°	33—13°	38—12°	25—16°	20—9.5°

Tabelle 17. Temperaturmessungen in P p p während der Periode 30. 8—3. 9. 1938. (Maximum- und Minimumtemperaturen).

Sommers 1938, während 5 sonnigen Tagen 30. 8.—3. 9., wo auch Zone III zum grossen Teil trockengelegt ist (vgl. Diagramm 2). Die Minimumtemperatur innerhalb 24 Stunden ist zu dieser Zeit nicht am grössten in dem Gebiete von Zone III, das dem Wasserrande am nächsten liegt, sondern an der äussersten Grenze von Zone II. Dies beruht wahrscheinlich darauf, dass die dichte Vegetation von Zone II die Ausstrahlung verringert, während dieselbe auf dem entblösten Tonboden innerhalb Zone III recht stark wird. Im übrigen werden auch die Temperaturamplituden jetzt grösser, je weiter die Entfernung vom Wasserrande ist.

Wie aus dem Obengesagten hervorgeht, sind die mikroklimatischen Temperaturschwankungen innerhalb der verschiedenen Teile der Strandstandorte

und zu verschiedenen Zeiten der Vegetationsperiode recht wesentlich. Die Annahme liegt nahe, dass Verschiedenheiten in den Wärmeverhältnissen sich in der Verteilung der Insekten an diesen Standorten widerspiegeln. Im Folgenden wird ein Versuch gemacht, festzustellen, in welchem Grade das Vorkommen und die Aktivität der Insekten innerhalb des Strandgebietes vom Temperaturfaktor bedingt sind.

Wie früher hervorgehoben, fehlen die in P p p regelmässig vorkommenden Carabidenarten *Chlaenius tristis* und *nigricornis*, *Badister peltatus* und *dilatatus* in L t e. Alle diese Arten, vor allem die *Badister*-Arten und *Chlaenius tristis* haben eine ausgeprägt südliche Verbreitung und sind auch in Finnland nur in den südlichsten Teilen beobachtet worden (LINDROTH 1945). Die Annahme liegt nahe, dass die Ursache des Vorkommens dieser deutlich thermophilen Arten in P p p, aber nicht in L t e, in den günstigeren Wärmeverhältnissen des erstgenannten Gebietes zu suchen sind. Zwar waren die Temperaturdifferenzen zwischen den beiden Ufern dem Diagramm 11 zufolge nicht gross. Jedoch muss in Betracht genommen werden, dass diese Kurven nur ein Bild des Makroklimas an den Ufern gibt, und das Vorkommen extremer Wärmegebiete in P p p deuten darauf hin, dass die Wärmeverhältnisse in P p p tatsächlich für thermophile Arten erheblich vorteilhafter sind, verglichen mit den Verhältnissen in L t e, als das Diagramm 11 darzulegen scheint.

Im Frühling 1944 hatte ich Gelegenheit, zeitig im Monat Mai zur Zeit des Eisganges die Insektenfauna in P p p zu untersuchen. Es ist bereits früher (Tabelle 5, S. 35) hervorgehoben worden, dass die Arten- und Individuendichte im Frühjahr erheblich geringer ist, als im Vorsommer, und dass dies hauptsächlich darauf beruhen dürfte, dass viele Insekten zu dieser Zeit noch sich in ihren Winterquartieren befinden (vgl. auch Kap. VII). Wie aus Tabelle 5 hervorgeht, sind jedoch die Zahlen, die Arten- und Individuendichte angeben, zu dieser Zeit erheblich höher als die entsprechenden Werte vom Hoch- und Spätsommer. Untersuchungen während der Zeit 7—11. 5. 1944 haben tatsächlich erwiesen, dass die Insektenfauna des Bodens zeitig im Frühling merkwürdig reich ist, trotz der niedrigen Temperatur, die zu dieser Zeit am Ufer herrscht (vgl. Diagramm 13, Linie 1). Alle zu dieser Zeit am Ufer vorkommende Arten sind wahrscheinlich solche, die auf oder ganz in der Nähe dieses Standortes überwintert haben (vgl. S. 141—143); sie sind teilweise von dem steigenden Wasser hochgetrieben worden und werden nun zusammen in dem Anspüllichtwall angetroffen, der zu dieser Zeit der einzig mögliche Aufenthaltsort für die Strandinsekten innerhalb des supraaquatilen Strandgebietes ist.

Die Insektenfauna hat zu dieser Zeit eine Zusammensetzung, die trotz ihrer relativen Reichhaltigkeit, von derjenigen im Sommer erheblich abweicht. Bezeichnend ist, dass viele für diese Standorte charakteristischen Carabidenarten früh im Frühjahr völlig fehlen (vgl. S. 126), und auch die Hydrophiliden

sind recht spärlich vertreten. Die Staphyliniden machen den dominierenden Teil der Insektenfauna der Bodenschicht aus.

Tabelle 18 zeigt die Arten- und Individuenzahl innerhalb 4 Probeflächen, die während der Zeit 7—11. 5. 1944 untersucht worden sind. Gleichzeitig ist die

	Temp.	Artenzahl	Individuen- zahl
Probefläche 1	+ 3,5°	32	104
» 2	+ 5,5°	27	54
» 3	+ 7°	26	41
» 4	+ 12°	33	91

Tabelle 18. Erklärung im Text.

Temperatur innerhalb jeder Probefläche während der wärmsten Zeit innerhalb 24 Stunden angegeben. Es stellt sich nun heraus, dass die Temperaturverhältnisse auf den Reichtum der Insektenfauna innerhalb des Strandgebietes zu dieser Zeit keinen Einfluss ausüben. Innerhalb 2 Probeflächen, in denen die Temperatur +3,5° und +12° ist, ist innerhalb der kälteren Probefläche die Artenzahl annähernd ebenso gross und die Individuenzahl erheblich grösser. Diese beiden hinsichtlich der Temperatur so verschiedenen Probeflächen unterscheiden sich auch nicht sehr in Bezug auf den Insektenbestand. Der Bestand dieser und anderer zu dieser Zeit untersuchter Probeflächen gehört derselben Assoziation an.

Tabelle 19 zeigt die Abundanzzahlen der zu dieser Zeit reichlichst vorkommenden Arten innerhalb der 4 untersuchten Probeflächen. Es geht daraus hervor, dass, während einige Arten, wie *Stenus Juno*, *opticus* und *cicindeloides* augenscheinlich innerhalb der wärmeren Probeflächen mit höherer Abundanz

Probefläche	1	2	3	4
<i>Stenus Juno</i>	—	1	4	7
— <i>opticus</i>	1	4	—	21
— <i>cicindeloides</i>	—	—	1	7
— <i>carbonarius</i>	2	—	6	2
— <i>boops</i>	—	2	1	3
<i>Cryptobium fracticorne</i>	6	2	—	5
<i>Philonthus trossulus</i>	19	2	4	3
<i>Sipalia circellaris</i>	1	4	2	1
<i>Atheta fungi</i>	9	13	2	5
— <i>graminicola</i>	3	1	—	—

Tabelle 19. Erklärung im Text.

auftreten, die meisten Arten doch ziemlich gleichmässig über das Strandgebiet verteilt vorkommen, oder sogar, wie es bezüglich *Philonthus trossulus* der Fall ist, am reichlichsten innerhalb der kältesten Probefläche auftreten.

Oben angeführte Untersuchungen berechtigen meines Erachtens zu folgenden Schlussfolgerungen: 1. Die Arten, die zu der Bodenfauna des Frühlingsaspektes gehören, ertragen auffallend niedrige Temperaturen und zeigen bei einer Temperatur von einigem Grad über dem Nullpunkt Aktivität. 2. Die meisten zu dieser Zeit vorkommenden Arten scheinen hinsichtlich ihrer Verteilung innerhalb des Strandgebietes vom Temperaturfaktor ziemlich unabhängig zu sein.

Die meisten Strandcarabiden, die nicht zum Frühlingsaspekt der Strandfauna gehören, gelangen während der späteren Hälfte des Monats Mai zum Strand, jedoch selbstverständlich zu verschiedenen Zeiten, je nach den Witterungsverhältnissen.

Sie verteilen sich keineswegs beliebig über das ganze Strandgebiet. Die grosse Mehrzahl derselben sammelt sich innerhalb ganz begrenzter Teile des Strandes an, und es zeigt sich, dass diese von den Carabiden in Besitz genommenen Strandteile gerade die früher erwähnten Wärmegebiete sind. Die Feuchtigkeitsverhältnisse sind innerhalb aller Teile des den ganzen Strand umsäumenden Anspülchwalles die gleichen und für die Carabiden optimal. Eine andere Abweichung der verschiedenen Strandteile von einander, welche die Anhäufung der Carabiden innerhalb dieser kleinen Gebiete bedingen könnte, ist auch nicht denkbar. Es scheint mir völlig offenbar zu sein, dass die Verteilung der Carabiden auf dem Strande zu dieser Zeit durch die Temperaturverhältnisse bestimmt wird.

Am 28. 5. 1944 untersuchte ich die Verteilung der Carabiden (ausser den *Bembidion*-Arten) in P p p indem ich eine grosse Anzahl Probeflächen ($1/4 \text{ m}^2$.) längs dem Wasserrande um den ganzen inneren Teil der Bucht herum analysierte. Gleichzeitig wurde die Temperatur innerhalb jeder Fläche aufgezeichnet (Mittelwert von drei Messungen in verschiedenen Teilen der Probefläche). Die Untersuchung hat von 12—15 Uhr stattgefunden, als die Temperatur am Strande am höchsten war. Der Himmel war seit einigen Tagen von Wolken bedeckt. Die Ergebnisse können der Tabelle 20 entnommen werden, in der die Probeflächen ihrer Temperatur nach von der wärmsten bis zur kältesten geordnet sind. Ein Vergleich mit Diagramm 13, Linie 2, zeigt innerhalb welcher Teile des Strandes die warmen und die kalten Probeflächen liegen. Die Zahlen geben die Abundanz der Arten innerhalb jeder Fläche an.

Eine ähnliche Untersuchung wurde eine Woche später angestellt, am 4. 6. 1944. Die Lage des Wasserrandes und die Temperaturverhältnisse am Strande gehen aus Linie 3 im Diagramm 13 hervor. Tabelle 21 zeigt, dass die meisten Carabiden immer noch innerhalb der Wärmegebiete angetroffen werden,

	16°	16°	15°	15°	14.5°	14.5°	13°	12°	11.5°	11.5°	11.5°	10.5°
<i>Blethisa multipunctata</i> ..	5	1	1	1	2	1	—	—	—	—	—	—
<i>Elaphrus cupreus</i>	5	4	3	1	2	—	3	1	5	2	1	1
<i>Chlaenius tristis</i>	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Oodes helopioides</i>	4	2	2	1	2	1	—	—	—	—	—	—
<i>Pterostichus oblongo-</i> <i>punctatus</i>	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
— <i>nigrita</i>	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
— <i>minor</i>	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	1	1
— <i>diligens</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Agonum versutum</i>	4	1	2	5	3	2	—	—	1	—	—	—
— <i>viduum</i>	2	4	5	3	2	1	1	—	—	1	—	—
— <i>Thoreyi</i>	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—

Tabelle 20. Die Abundanz der Carabidenarten innerhalb am 28. 5. 1944 in P p p analysierter Probeflächen. Vgl. auch den Text.

	16.5°	15.5°	15°	15°	15°	14.5°	13.5°	12.5°	12°	12°
<i>Blethisa multipunctata</i>	2	5	2	2	1	—	—	—	—	—
<i>Elaphrus cupreus</i>	5	3	2	2	2	3	3	2	1	1
<i>Chlaenius nigricornis</i>	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Oodes helopioides</i>	5	5	5	2	—	1	1	—	—	—
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> ..	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—
— <i>nigrita</i>	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—
— <i>minor</i>	2	—	2	—	1	1	1	—	2	2
— <i>diligens</i>	1	—	1	—	1	1	1	2	1	—
<i>Agonum versutum</i>	5	4	4	2	1	1	2	1	—	—
— <i>viduum</i>	5	4	3	3	2	3	2	1	1	—
— <i>Thoreyi</i>	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—
— <i>gracile</i>	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
— <i>piceum</i>	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—

Tabelle 21. Die Abundanz der Carabidenarten innerhalb in P p p am 4. 6. 1944 analysierter Probeflächen. Vgl. auch den Text.

wobei jedoch zu merken ist, dass diese seit der letzten Untersuchungen ausgedehnter geworden sind.

Eine nähere Untersuchung der Tabellen 20 und 21 zeigt, dass diese Konzentration innerhalb der Wärmegebiete alle Arten gilt, mit Ausnahme von *Elaphrus cupreus* und *Pterostichus minor*. Die zwei letztgenannten Arten sind ziemlich gleichmässig über das ganze Strandgebiet verteilt, unabhängig von der Temperatur in dessen verschiedenen Teilen. Ein Vergleich zwischen den beiden Tabellen zeigt auch das interessante Ergebnis, dass die überwiegende Mehrzahl aller übrigen Carabiden innerhalb derjenigen Teile des Strandgebietes

angetroffen werden, in denen die Temperatur $+13$ à 14° übersteigt. In den Tabellen sind bei $+13.5^{\circ}$ senkrechte Linien gezogen worden.

Ein näheres Studium hat gezeigt, dass die Aktivität dieser Carabiden im Vorsommer zu der Zeit des Tages fällt, zu der die Temperatur am höchsten ist. Zu dieser Zeit des Tages sind auch die obenangeführten Temperaturmessungen angestellt worden. Am Abend und in der Nacht sind alle Carabiden völlig steif und fast ganz unfähig sich zu bewegen. Zu dieser Zeit liegt die Temperatur sogar innerhalb der Wärmegebiete erheblich unter $+10^{\circ}$. Eine von den Feuchtigkeitsverhältnissen bedingte Verteilung kann zu dieser Zeit nicht festgestellt werden. Der Anspülichtwall ist der einzige Teil des Strandgebietes, wo sich die Carabiden aufhalten können; innerhalb desselben ist die Feuchtigkeit überall F_4 . Arten mit verschiedenen Feuchtigkeitsansprüchen sind hier aus Notzwang angehäuft.

Diese Beobachtungen mit kombinierten Temperaturmessungen berechtigen meines Erachtens zu folgendem Schluss: Im Vorsommer ist die Temperatur der ökologische Faktor, der vor allem die Verteilung und die Aktivität der Carabiden innerhalb des Strandgebietes bestimmt. Von den ökologischen Faktoren ist die Temperatur zu dieser Jahreszeit innerhalb des grössten Teiles des Strandgebietes am weitesten von der für die meisten Arten optimalen Intensität entfernt. Die meisten Carabidenarten verlangen, dass die Temperatur des Milieus während der Aktivitätsperiode der Tiere zu der wärmsten Tageszeit mindestens $+13$ à 14° beträgt.

Gleichzeitig wie bei sinkendem Wasserstand immer grössere Strandteile trockengelegt werden, steigt die Temperatur über dem ganzen Strandgebiet. Die Wärmegebiete erweitern sich immer mehr und schmelzen bald zusammen. Jetzt verbreiten sich die Carabiden über immer grössere Areale. Am 9. 7. 1945 wurde eine Untersuchung über die Verbreitung der Carabiden in Längsrichtung des Strandes, kombiniert mit Temperaturmessungen innerhalb jeder Probefläche vorgenommen, nach dem gleichen Prinzip, wie bei den obengenannten Untersuchungen. Die Temperatur am Wasserrande den Strand entlang, wo die Probeflächen gewählt wurden, geht aus Diagramm 13, Linie 4 hervor. Tabelle 22 veranschaulicht die Abundanz der Carabiden innerhalb jeder Probefläche; die Flächen sind auch nun nach den Temperaturverhältnissen geordnet. Aus der Tabelle geht hervor, dass die Mehrzahl der Arten über dem ganzen Strandgebiete verbreitet sind. Die Verbreitung ist nicht gleichmässig, aber scheint von den Temperaturverhältnissen völlig unabhängig zu sein. Die Faktoren, die eventuell als Ursache dazu angesehen werden können, dass — wie aus der Tabelle hervorgeht — die Individuen vieler Arten gruppenweise gesammelt an bestimmten Teilen des Strandes auftreten, sollen später (S. 132—134) besprochen werden. Zu dieser Zeit ist auch die von der Feuchtigkeit bedingte zonale Verteilung der genannten Arten (vgl. Diagr. 6)

	34°	-----28°-----										-----25°-----										-----23°-----																	
Blethisa multipunctata	-	5	-	-	-	3	-	-	-	4	-	-	3	-	4	1	-	3	-	-	-	4	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-				
Elaphrus cupreus	2	6	-	-	-	3	-	7	-	4	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	1	-	-	1	-	1					
Chlaenius tristis	4	-	-	3	3	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-					
Oodes helopioides	2	4	-	1	-	4	-	2	6	-	6	4	4	7	7	4	-	1	3	-	7	3	1	-	-	1	4	-	-	1	3	-	1	1	-	2			
Pterostichus nigrata ..	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-					
— minor	1	1	2	7	2	-	1	-	-	2	-	-	1	-	6	4	2	-	1	1	2	-	4	1	1	3	-	1	-	-	6	-	3	1	-	1	5	4	1
Agonum versutum ...	7	-	-	-	1	1	-	-	-	1	2	2	4	1	1	1	-	4	-	1	1	2	1	1	1	-	-	-	5	-	1	3	-	-	-	1			
— viduum	2	-	3	2	4	2	-	2	4	-	-	3	-	5	3	3	5	-	-	-	2	3	-	1	1	-	1	1	-	2	-	1	-	-	-	-			
— Thoreyi	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	1	-	-	-	-	-	7	-	5	-	-	6	2	1	1	1	3	-	5	-	-	-	3	3	5	-	2	5
— piceum	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		

Tabelle 22. Die Abundanz der Carabidenarten innerhalb in P p p am 9. 7. 1945 analysierter Probeflächen. Vgl. auch den Text.

deutlich erkennbar. Im Hochsommer liegt die Temperatur innerhalb des ganzen Strandgebietes über der Grenze, $+13$ à 14° , die sich als Minimumtemperatur für die Aktivität der Carabiden erwies. Die Temperatur spielt deshalb nun nicht die Rolle eines wesentlichsten artverteilenden Faktors, sondern das Auftreten der Arten innerhalb verschiedener Teile des Strandes wird von anderen ökologischen Faktoren bedingt.

In der Tagesrhythmik der Carabiden herrscht zwischen dem Vorsommer und dem Hochsommer ein augenfälliger Unterschied. Im Vorsommer sind die Tiere, wie bereits erwähnt, im Anspülichtwall nur tagsüber in Bewegung. Im Hochsommer laufen sie auch zur heissesten Tageszeit herum, aber halten sich fast ausschliesslich im Bodensubstrat oder unter dichter Vegetation auf. Zu dieser Zeit aber sind die Carabiden auch nachts in Bewegung und können dann oft auf dem Boden herumlaufend beobachtet werden. Hier spürt man deutlich wieder den Einfluss des Temperaturfaktors; im Hochsommer ist die Temperatur der Bodenschicht auch des Nachts hoch genug, um eine Aktivität zu gestatten (vgl. Diagr. 15).

Wenn im Spätsommer und Herbst die Temperatur innerhalb des Strandgebietes wieder sinkt, wird der ganze Strand nicht gleich schnell abgekühlt. Wie aus dem Diagramm 13, Linie 5 hervorgeht, ist die Temperatur zu dieser Zeit im Innersten der Bucht am höchsten. Es ist nun von Interesse festzustellen, dass diese selben Carabidenarten, die im Hochsommer über das ganze Strandgebiet verteilt waren, sich aufs Neue in dem zu dieser Zeit wärmsten Gebiete konzentrieren. Ein Bild hierüber gibt Tabelle 23, die nach demselben Grund-

	22°	22°	21°	19°	19°	18°	17°	16°	14.5°	14°	13.5°	13.5°	13.5°	13.5°	13.5°	12.5°	12.5°	12°	12°	11°	11°
Blethisa multi-punctata	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Elaphrus cupreus	1	—	—	—	—	3	6	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Loricera pilicornis	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Chlaenius tristis	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Oodes helopioides	1	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pterostichus nigrita	3	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
— minor	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Agonum versutum	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
— viduum	3	3	5	3	4	5	3	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
— Thoreyi	—	—	1	—	1	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	2	1	—	2	—	—

Tabelle 23. Die Abundanz der Carabidenarten innerhalb in P p p am 8. 9. 1945 analysierter Probeflächen. Vgl. auch den Text.

satz aufgestellt ist, wie die Tabellen 20—22. Es ist von Interesse festzustellen, dass die überwiegende Mehrzahl der Carabiden nun innerhalb der Probeflächen zu suchen sind, in denen die Temperatur zur wärmsten Tageszeit $+14$ à 16° übersteigt; im Laufe des Sommers scheint eine Adaption zu höheren Temperaturen stattgefunden zu haben. Wenn die Temperatur des Strandgebietes im September weiter sinkt, verschwinden fast sämtliche Arten von hier; die Herbstmigration nach den Winterquartieren hat begonnen (vgl. S. 141).

Die Tatsache, dass, wie aus dem Diagramm 14 hervorging, die Temperatur im Anspüllichtwall im Vorsommer tagsüber an der Oberfläche am höchsten ist, nachts dagegen drinnen im Anspüllichtwall, dürfte auch für die Bodeninsekten von grösster Bedeutung sein. Viele Käfer, wie z.B. Carabiden, Staphyliniden (*Philonthus*-, *Stenus*- und *Lathrobium*-Arten), *Bagous lutosus* und *lutulentus*, *Chrysomela polita* und Halticiden, halten sich tagsüber im Sonnenschein auf dem Anspüllichtwall auf. Nachmittags, abends und nachts scheint der Anspüllichtwall völlig leblos zu sein, aber es zeigt sich, dass alle diese Insekten sich in den Wall hineingesucht haben, wo sie so lange in lebhafter Bewegung sind, wie die Temperatur noch hoch genug ist um eine Aktivität zu gestatten. Später im Sommer ist diese Erscheinung nicht mehr ebenso deutlich, obwohl auch dann die Temperatur des Nachts in den *Carex*-Büscheln u.dgl. am höchsten ist (Diagr. 15). Nun ist die Nachttemperatur indessen auf der frei exponierten Bodenfläche erheblich höher. Hinsichtlich vieler Käfer z.B. *Philonthus micans* und *quisquiliarius*, *Lathrobium fennicum*, *Oxytelus rugosus*, habe ich, was auch wie oben angedeutet, mit vielen Carabidenarten zu dieser Zeit der Fall war, im Gegenteil eine regere Aktivität des Nachts als am Tage auf der Bodenfläche feststellen können. Die Ursache ist wahrscheinlich die, dass diese Insekten im Sonnenschein allzu hoch erwärmt würden. Hier ist augenscheinlich die obere Temperaturgrenze für die Aktivität entscheidend, nicht die untere.

Den Tabellen 15—17 konnte entnommen werden, dass näher am Wasserrande die Minimumtemperaturen höher und die Maximumtemperaturen im allgemeinen niedriger sind als auf trockenerem Boden. Obwohl die Feuchtigkeit deutlich der wirksamste verteilungsbedingende Faktor am Strande ist, ist es wahrscheinlich, dass auch die Wärmeverhältnisse zur zonalen Verteilung der Käfer beitragen können. Die am Wasserrande herrschenden Temperaturverhältnisse sind offenbar für einen grossen Teil der Insekten der Bodenschicht optimal.

Experimentelle Untersuchungen über Temperaturresistenz und Temperaturpräferenda. Untersuchungen über die Temperaturgrenzen, die die Lebensmöglichkeiten der Insekten bestimmen, sind von vielen Autoren ausgeführt worden. In der Reaktion der Tribsandarthropoden gegen Temperaturen von verschiedener Intensität unterscheidet KROGERUS (1932, S. 143—149)

zwischen fünf verschiedenen »Reaktionspunkten«: 1. Die erste Bewegung nach totaler Kältestarre, 2. Das Versuchstier hat sich aufgerichtet, 3. Volle Aktivität, 4. Das erste Zeichen einer Ermattung und 5. Wärmeparalyse. Eine weitgehende Übereinstimmung in der Lage der Reaktionspunkte auf der Temperaturskala und den Aktivitätsperioden der verschiedenen Arten auf den Trieb- und Sandflächen ist nachgewiesen. AGRELL (1941, S. 81—87) und im Anschluss an ihn BACKLUND (1945, S. 87—90) haben ähnliche Untersuchungen unter Verwendung einer erheblich einfacheren Experimentalmethode angestellt und begnügen sich mit der Feststellung der oberen und unteren Temperaturgrenze für die Lebensmöglichkeiten der Tiere. Meine eigenen Experimente schliessen sich, was die Technik anbelangt, am nächsten den von AGRELL angestellten an.

Die Widerstandskraft der Insekten gegen niedrige Temperaturen habe ich in folgender Weise bestimmt. Die Versuchstiere wurden in Reagenzgläsern gefasst, die durch einen Kork verschlossen wurden, durch den ein kleiner Thermometer, der bis auf den Boden des Glases reicht, gesteckt wurde. Die Reagenzgläser mit eingeschlossenen Versuchstieren wurden dann in eine mit einer Kältemischung (Eis + Kochsalz) gefüllte Thermosflasche hinabgesenkt, wobei man zuerst in die Eismischung eine glattwandige Vertiefung macht, in die das Reagenzglas hineinpasst. Durch allmähliches Herabsenken des Reagenzglases und durch gleichzeitige Beobachtung des Thermometers, kann man durch Übung dahin gelangen, dass die Temperatur im Reagenzglas völlig gleichmässig sinkt. Bei meinen Versuchen habe ich die Temperatur 2° pro 5 Minuten gesenkt. Gleichzeitig werden die Versuchstiere beobachtet, wodurch man feststellen kann, bei welcher Temperatur die Kältestarre eintritt. Die Feststellung dieses Punktes ist recht subjektiv, weil die Versuchstiere recht langsam immer steifer und unbeweglicher werden. Bei allen Versuchen habe ich bis zu der Temperatur fortgesetzt, bei der die Tiere auf den Rücken fallen und aufhören die Beine zu bewegen.

Die nach dieser Methode ausgeführten Experimente ergeben selbstverständlich keine Ergebnisse, die auf grosser Genauigkeit Anspruch machen können. Ausserdem muss in Betracht gezogen werden, dass man durch solche Experimente nicht die niedrigste Temperatur feststellen kann, die die Tiere überhaupt aushalten können. Der Temperaturgrad, an dem die Kältestarre eintritt beruht nämlich in hohem Grade auf den Takt, in welchem die Temperatur herabgesetzt wird. Meine Versuche haben ergeben, dass die Insekten, die bei meiner Abkühlungsgeschwindigkeit bei ca. $+4^{\circ}$ in Kältestarre fallen, dies schon bei ca. $+10^{\circ}$ tun, wenn die Temperatur mit 1° pro Minute verringert wird. Auch in der Natur haben die Insekten keine absolut fixierte untere Temperaturgrenze, die die Lebensmöglichkeiten bestimmt. Dieselben Insektenarten, die im Hochsommer schon bei einer Temperatur von $+13^{\circ}$ steif werden, können im Vorwinter im Schnee herumlaufend beobachtet wer-

den, wenn die Temperatur unbedeutend über dem Nullpunkt ist; es ist also offenbar, dass jedenfalls viele Insektenarten eine sehr grosse Adaptionsfähigkeit in dieser Hinsicht besitzen (vgl. S. 88 und AGRELL 1941, S. 86).

Unter der Voraussetzung, dass alle Versuchstiere vor dem Experiment sich in einer Umgebung von gleicher Temperatur befinden, können indessen mit dieser Methode relative Werte erhalten werden, welche bei dem Feststellen der Bedeutung des Temperaturfaktors für verschiedene Arten von recht grosser Bedeutung sein können. Man kann die Werte jedoch nicht mit den von anderen Forschern erhaltenen vergleichen. — AGRELL (op.c.) hat bei seinen Versuchen Collembolen als Objekte gehabt, und hat die mit verschiedenen Arten erhaltenen Resultate direkt miteinander verglichen. Dies ist offenbar deshalb möglich, weil diese Tiere im allgemeinen vom gleichen Grössengrad sind. Meine Experimente haben indessen gezeigt, dass Käfer von verschiedenen Grössengraden nicht direkt mit einander verglichen werden können; es hat sich nämlich gezeigt, dass bei solchen Versuchen, wo die Temperatur rasch herabgesetzt wird, grosse Käfer, wahrscheinlich zufolge ihres dicken Chitinpanzers, erheblich grössere Widerstandskraft gegen tiefe Temperaturen aufweisen, als kleine. Dies entspricht kaum den Verhältnissen bei sehr langsam geschehenden Temperaturveränderungen im Freien. Es ist augenscheinlich, dass die durch diese Experimente erhaltenen Ergebnisse sehr kritisch zu betrachten sind.

Bei Bestimmung der oberen Temperaturgrenze sind die Reagenzgläser mit eingeschlossenen Versuchstieren in Wasserbäder getaucht worden. Bei diesen Versuchen ist die Temperatur um 1° pro 10 Minuten erhöht worden. Bei hohen Temperaturen werden die Tiere unruhig und laufen lebhaft herum, bis sie umfallen und unbeweglich liegen bleiben. Dieser Punkt, an dem völlige Wärmeparalyse eintritt, ist für sämtliche untersuchte Arten bestimmt worden. Objekte sind hierbei die mit höchster Abundanz auftretenden Carabiden und grösseren Staphyliniden gewesen.

Die Ergebnisse dieser Versuche gehen aus der Tabelle 24 hervor. *Carabus clathratus* hat, wie man sieht, die niedrigste untere Temperaturgrenze, scheinbar darauf beruhend, dass dieser Käfer erheblich grösser ist, als die übrigen.

Ein interessanter Umstand scheint sich bei einem Vergleich zwischen den gleich grossen Arten *Blethisa multipunctata* und *Chlaenius tristis* zu ergeben. Beide treten im Vorsommer nur innerhalb der Wärmegebiete in P p p auf, aber *C. tristis* ist nach vielen Anzeichen zu urteilen in noch viel höherem Masse thermophil als *B. multipunctata*. Es wurde schon früher erwähnt, dass *C. tristis* seiner allgemeinen Verbreitung nach südlich ist (S. 81); *B. multipunctata* ist in Finnland bis nach Lappland verbreitet (LINDROTH 1945). *C. tristis* kommt auch erheblich später in grösseren Mengen zum Strande als die übrigen migrierenden Carabiden, gewöhnlich Anfang Juni, wenn die Wärmeverhältnisse am Strande schon viel günstiger sind, als bei Ankunft der übrigen Carabiden

	Untere Temperaturgrenze	Obere Temperaturgrenze
<i>Carabus clathratus</i>	— 3.5°	
<i>Blethisa multipunctata</i> ...	+ 2 — + 4°	+ 40 — + 41.5°
<i>Elaphrus cupreus</i>	+ 3 — + 3.5°	+ 42 — + 43.5°
<i>Bembidion obliquum</i>	+ 6°	+ 41.5 — + 43.5°
— <i>Doris</i>	+ 6°	+ 37 — + 38°
<i>Chlaenius tristis</i>	+ 4.5°	+ 48.5 — + 50°
<i>Oodes helopioides</i>	+ 2 — + 3°	+ 40 — + 43°
<i>Pterostichus coerulescens</i> ..	+ 4°	
<i>Agonum viduum</i>	+ 2 — + 3°	+ 40 — + 43°
— <i>versutum</i>	+ 5.5 — + 6°	
— <i>Thoreyi</i>	+ 4 — + 5°	+ 41.5 — + 42°
<i>Oxytelus rugosus</i>		+ 36 — + 41°
<i>Philonthus trossulus</i>	+ 3.5 — + 4°	
— <i>quisquiliarius</i>	+ 5 — + 6°	+ 34.5 — + 36°
— <i>corvinus</i>	+ 4.5 — + 5°	+ 38°

Tabelle 24. Erklärung im Text.

in der späteren Hälfte des Monats Mai. Im Hochsommer verlangt *C. tristis* mit grosser Deutlichkeit die wärmsten Gebiete innerhalb des Strandgebietes und ist die einzige grössere Carabide, die an warmen, sonnigen Julitagen auf der frei exponierten Bodenfläche herumlaufend zu sehen ist. Im Spätsommer, wenn die Temperatur innerhalb des Strandgebietes sinkt, verschwindet *C. tristis* auch erheblich früher als die Mehrzahl der anderen Carabiden dieses Standortes. — Die untere Temperaturgrenze für *C. tristis* liegt auch erheblich höher als für *B. multipunctata*. Noch grössere Unterschiede herrschen inzwischen hinsichtlich der oberen Temperaturgrenze; *C. tristis* scheint nämlich bedeutend widerstandskräftiger gegen Wärme zu sein, als *B. multipunctata*, ja, widerstandskräftiger als irgendeine andere der untersuchten Arten.

Ein Vergleich kann auch zwischen *Elaphrus cupreus*, *Oodes helopioides*, *Agonum viduum*, *versutum* und *Thoreyi* angestellt werden. Bei den Untersuchungen im Vorsommer in P p p stellte es sich heraus, dass die vier letztgenannten Arten so gut wie ausschliesslich innerhalb der Wärmegebiete vorkommen, während *E. cupreus* über dem ganzen Strand verbreitet war, unabhängig von den Temperaturverhältnissen. Die untere Temperaturgrenze bei *E. cupreus* liegt auch erheblich tiefer als bei *Agonum versutum* und *Thoreyi*, die obere Grenze hingegen höher als bei *A. Thoreyi*. Indessen ist die untere Temperaturgrenze bei *O. helopioides* und *A. viduum* noch tiefer, als bei *E. cupreus*. Die Versuche mit diesen Arten scheinen also keine eindeutige Antwort auf die Frage über die Ursache ihrer von den Wärmeverhältnissen bedingten Verteilung auf dem Strande zu geben.

Ein Vergleich zwischen den *Bembidion*-Arten *obliquum* und *Doris* zeigt, das die untere Temperaturgrenze für beide Arten dieselbe ist, aber die obere liegt bei *B. Doris* erheblich tiefer. Das Auftreten der beiden Arten auf dem Strande ist ganz verschieden. *Bembidion obliquum* ist ein typisches Sonnentier, das zu der wärmsten Zeit des Tages in voller Aktivität auf der Oberfläche des frei exponierten Anspülchwalles oder auf sonnenbestrahlten, vegetationsarmen Stellen am Strande beobachtet wird. *B. Doris* hingegen kommt ausschliesslich innen im Substrat vor, wo die Temperatur im Laufe des Tages nie besonders hoch steigt (Diagr. 14).

Auch ein Vergleich zwischen den Staphyliniden in Tabelle 24 kann einige interessante Gesichtspunkte ergeben. Es ist früher hervorgehoben worden, dass *Philonthus trossulus* einen dominierenden Einschlag in dem Frühlingsaspekt der Bodenfauna ausmacht, und dass er innerhalb von Probeflächen, in denen die Temperatur zur wärmsten Tageszeit nur einige Grad über dem Nullpunkte liegt, reichlich vertreten ist. Beim Eintreten des Sommers verschwindet diese Art vom Strande und wird von anderen *Philonthus*-Arten ersetzt, von denen *quisquiliarius* und *corvinus* zwei hochabundante sind. Die untere Temperaturgrenze bei *Ph. trossulus* liegt erheblich niedriger als bei den zwei nahe verwandten Arten. Die obere Temperaturgrenze bei den in dieser Hinsicht untersuchten *Philonthus*-Arten *quisquiliarius* und *corvinus*, liegt auffallend tief. Was den Aufenthaltsort und die Aktivität auf dem Strande betrifft, stimmen sie auch mit *Bembidion Doris* überein.

Oben behandelte Experimente habe ich mit Untersuchungen über die *Vorzugstemperaturen* einiger Strandkäfer komplettiert. Den Begriff »Vorzugstemperatur« hat HERTER (1942—43, S. 34) folgendermassen definiert: »Die Temperaturen, die von den Tieren zum längeren Ruhen aufgesucht werden, nennt man ihre Vorzugstemperaturen. Es ist anzunehmen, dass die Tiere sich bei diesen Wärmegraden am meisten wohl fühlen und sie deswegen anstreben«. HERTER ist auch der Erste, der das Problem des Temperatursinnes der Insekten zu einer systematischen und vielseitigen Behandlung aufgenommen hat (HERTER 1923 a, b, 1924, 1925, 1934, 1939, 1940, 1941, 1942—43, 1943). Er hat auch eine »Temperaturorgel« (HERTER 1923) zur Feststellung der Vorzugstemperaturen konstruiert. Mit Orgeln von ähnlicher oder etwas abweichender Konstruktion haben später viele Forscher gearbeitet (BODENHEIMER 1931 a, b, BODENHEIMER & SCHENKIN 1929, GUNN 1934, NIESCHULZ 1933, NORDBERG 1936, KROGERUS 1937, 1939, AGRELL 1941, LINDROTH 1943, BACKLUND 1945. HERTER (1934) hat einen verbesserten Typ der Temperaturorgel konstruiert; anstatt dass er die Temperatur, wie in dem älteren Typ, in der Luft oberhalb des Bodens des Apparates misst, wird die Temperatur in dem neuen Typ im Boden selbst gemessen, wobei er meint, die auf die Versuchstiere einwirkende Temperatur exakter zu messen. Ich begann meine Versuche

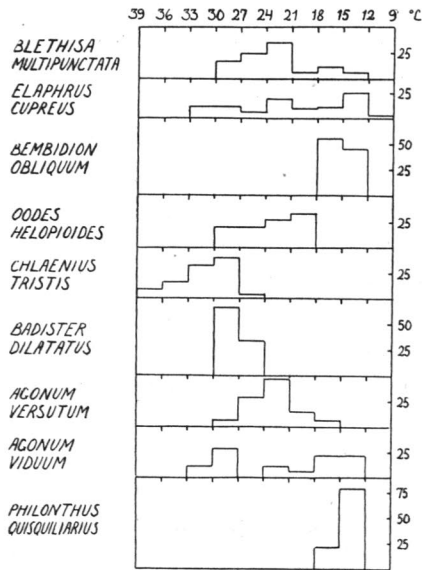
in einer Orgel des älteren Types, ging aber später zu dem neuen über. Hinsichtlich der Detailkonstruktion dieses Apparates wird auf HERTER (1923, 1934) verwiesen. Die unten relatierten Versuche sind bis auf zwei Ausnahmen in der neuen Temperaturorgel ausgeführt worden.

Obwohl diese Temperaturorgel heute allgemein von experimentell arbeitenden Ökologen angewandt wird, sind auch Stimmen laut worden, die betonen, dass die im Apparat erhaltenen Ergebnisse allzu kritiklos behandelt worden sind. Besonders haben PALMÉN & SUOMALAINEN (1945, S. 38—44) dem Apparat von HERTER eine eingehende theoretische, und wie mir scheint, völlig berechnete, Kritik gewidmet. Es ist nämlich offenbar, dass HERTER und andere Forscher, die nach seinem Vorbild Experimente mit der Temperaturorgel angestellt haben, die relative Feuchtigkeit in dem Apparate hochgradig negligiert haben. Es dürfte unmöglich sein, eine gleichmässige Feuchtigkeit im Apparat zu erhalten, wenn die Experimente nicht in völlig trockener oder in mit Feuchtigkeit gesättigter Luft angestellt werden, sondern diese muss immer im warmen Ende erheblich tiefer liegen, als im kalten. Die von der Erhitzung im warmen Ende des Apparates verursachte Luftzirkulation trägt offenbar auch dazu bei, dass die Temperatur gleich oberhalb des Bodens etwas tiefer ist, als die des Bodens selbst. Aus diesem Grunde dürfte die neue Hertersche Orgel etwas zu hohe Resultate ergeben. Da man indessen in den meisten Fällen mit zwei Variablen im Apparat rechnen muss, der Temperatur und der Feuchtigkeit, scheint es mir nicht richtig das Temperaturpräferendum einer Art mit einer exakten Zahl anzugeben, vielleicht mit einigen Dezimalen; diese Zahl zeigt, wie die infragestehende Art sich zu den herrschenden Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen stellt und ist keineswegs nur als die reine Vorzugstemperatur der Art zu betrachten. Da verschiedene Insektenarten gegenüber trockener Luft völlig verschieden reagieren, sind im Apparat gemessene Vorzugstemperaturen bei z.B. xerophilen und hygrophilen Arten sicherlich nicht völlig miteinander vergleichbar. Auf Grund der trockenen Luft in den warmen Teilen des Apparates, wird die im Apparat gemessene Vorzugstemperatur einer hygrophilen Art tiefer liegen, als sie in Wirklichkeit ist.

Obwohl man also meines Erachtens mit diesem Apparat nicht die exakten Vorzugstemperaturen der Insekten messen kann, können die erhaltenen Resultate bei ökologischen Untersuchungen von grosser Bedeutung sein. Wenn man, wie es in dieser Abhandlung der Fall ist, mit Arten arbeitet, die dieselben Feuchtigkeitsansprüche haben (vgl. Diagr. 6), kann ein Vergleich zwischen der Verteilung der Arten in der Temperaturorgel ein gutes Bild über ihre Abhängigkeit vom Temperaturfaktor geben. — Um im Apparat grosse Feuchtigkeitsunterschiede in den verschiedenen Teilen zu vermeiden, habe ich, unter Berücksichtigung des ausgeprägt hygrophilen Charakters meiner Ver-

suchstiere, eine ganz dünne Schicht feuchten Feinsandes auf dem Boden des Apparates ausgebreitet, sodass die Luft im ganzen Apparat mit Feuchtigkeit gesättigt war.

Diagramm 16 zeigt die Ergebnisse meiner Experimente mit einigen Strandkäfern in der Temperaturorgel. Mit jeder Art, ausser *Badister dilatatus*, von dem nur wenige Versuchstiere zugänglich waren, sind 2—4 Versuche angestellt worden, jedesmal mit 8—20 Exemplaren.



Diagr. 16. Die Verteilung einiger Käferarten in der Temperaturorgel. Senkrechte Achse: Prozentuale Frequenz. Waagrechte Achse: Die Temperaturabteilungen in der Orgel.

Der Apparat ist in verschiedenen Zonen eingeteilt worden, mit Grenzen nach jedem dritten Grad. Die prozentuale Verteilung der Versuchstiere innerhalb verschiedener Temperaturzonen ist auf Grund aller mit der Art angestellten Versuche berechnet und im Diagramm veranschaulicht worden. Die Experimente mit *Badister dilatatus* und *Philonthus quisquiliarius* sind in einer Orgel vom älteren Typ angestellt worden, und die Temperaturzonen, in denen diese Tiere sich ansammeln, liegen deshalb wahrscheinlich einige Grad zu tief im Verhältnis zu den übrigen.

Das Diagramm zeigt, dass *Chlaenius tristis* im Apparat eine erheblich wärmere Zone bevorzugt als alle übrigen untersuchten Arten. Dies stimmt überein mit der früher nachgewiesenen, hohen oberen Temperaturgrenze, der relativ

hohen unteren Temperaturgrenze und aus dem nach Verbreitung und Aktivität auf dem Strande zu schliessenden ausgeprägt termophilen Charakter der Art. Eine andere Art, die scheinbar auch eine warme Umgebung verlangt, um zu gedeihen, ist *Badister dilatatus*. Auch diese Art ist ein ausgeprägt südliches Element unserer Fauna (LINDROTH 1945). Sie kommt in P p p recht selten vor, und immer in den aller extremsten Wärmegebieten. Das Gebiet im Apparat, das *Blethisa multipunctata*, *Agonum versutum* und *Oodes helopioides* bevorzugen, liegt auch bei ziemlich hoher Temperatur, um + 20°, oder etwas darüber. Diese Arten wurden früher (S. 84) als typische Repräsentanten der Fauna innerhalb der Wärmegebiete in P p p angesehen. *Elaphrus cupreus*, der hingegen ziemlich gleichmässig am Strande verteilt im Vorsommer als die Temperaturdifferenzen gross waren vorkam, erweist sich auch bei den Versuchen in der Temperaturorgel als recht unabhängig von

der Temperatur, und die Verteilung ist über einen grossen Teil des Apparates gleichmässig. Dasselbe gilt, was die Verteilung im Apparat betrifft, die Art *Agonum viduum*. Die untere Temperaturgrenze dieser Art lag ja auch verblüffend tief, $+2$ — $+3^{\circ}$, wenn man in Betracht zieht, dass die Art, wie die meisten Carabiden, im Vor- und Spätsommer so gut wie ausschliesslich innerhalb der Wärmegebiete des Strandes angetroffen wird. Im Lichte dieser Experimente kann die Verteilung der Art auf dem Strande womöglich von anderen Faktoren als der Temperatur bedingt sein. Dass die Art *Bembidion obliquum*, die im hellsten Sonnenschein auf dem frei exponierten Erdboden des Strandes herumläuft, im Apparat ein verhältnismässig kühles Gebiet, $+12$ — $+18^{\circ}$, bevorzugt, ist recht verblüffend (vgl. S. 102). Dagegen ist es nicht erstaunlich, dass *Philonthus quisquiliarius* in dem kälteren Teile des Apparates zu suchen ist. Früher wurde gezeigt, dass die obere Temperaturgrenze dieser Art sehr tief liegt, und dass sich die Art zur heissesten Tageszeit auf dem Strande tief in das Bodensubstrat hinein sucht.

Es scheint mir als ob die Versuche mit der Temperaturorgel und die Experimente über die Temperaturgrenzen in vielen Fällen gut übereinstimmende Resultate ergeben hätten. Gewisse Arten, die eine hohe obere Temperaturgrenze haben, bevorzugen auch in der Orgel eine warme Zone (z.B. *Chlaenius tristis*), während Arten, deren obere Temperaturgrenze tiefer liegt, die kältesten Teile der Orgel bevorzugen (*Philonthus quisquiliarius*). *Elaphrus cupreus* hat eine weite Amplitude zwischen den beiden Temperaturgrenzen und verteilt sich in der Orgel innerhalb eines grossen Gebietes ohne besondere Vorliebe für irgendeine bestimmte Temperaturzone zu zeigen. In einigen Fällen, wie z.B. betreffend *Oodes helopioides*, ist die Übereinstimmung in dieser Hinsicht geringer.

Gleichfalls scheinen mir diese Experimente in vielen Hinsichten die Annahme bestätigt zu haben, die auf Grund der mit Temperaturmessungen an verschiedenen Teilen des Strandes kombinierten Felduntersuchungen gemacht wurden, nämlich dass die Temperatur für die zur Fauna der Bodenschicht gehörenden Strandinsekten ein ökologischer Faktor von allergrösster Bedeutung ist.

Auch im Leben der zur Fauna der Feldschicht gehörenden Arten muss die Temperatur als ein bedeutender Faktor betrachtet werden. Früher (S. 72—75) ist schon hervorgehoben worden, dass die Aktivität vieler Insektenarten in auffallender Art von der Sonnenhöhe bestimmt wird. Ein grosser Teil der zur Feldschicht zählenden Dipteren, Coleopteren, Hemipteren, alle Odonaten u.s.w. beginnen ihre Aktivität im selben Augenblicke, wo die Sonne des Morgens beginnt den Strand zu beleuchten und beenden sie, wenn die Sonne untergeht. Dass hierbei der Temperaturfaktor, in Kombination mit dem Lichtfaktor, entscheidend ist, dürfte ausser Zweifel stehen.

C. Das Licht.

Von den beiden Einstrahlungskomponenten, Wärme und Licht, ist auch letzterer ein Faktor von grosser Bedeutung im Leben der Insekten. In der Literatur gibt es viele Angaben darüber, wie Licht von verschiedener Wellenlänge auf verschiedene Insekten einwirkt; ich verweise hier nur auf die Zusammenfassung von SHELFORD (1929). Für einige Arten hat das Licht sich als ein aktivitäts- und lebensbegrenzender Faktor von ausschlaggebender Bedeutung erwiesen; so hat KROGERUS (1932, S. 149—154) experimentell gezeigt, dass gewisse schwach pigmentierte Tribsandinsekten schnell sterben, wenn sie einer Sonnenexposition ausgesetzt sind, obwohl sie die hier herrschenden Temperaturverhältnisse gut vertragen, und dass die von den ultravioletten Strahlen hervorgerufenen schädlichen Veränderungen im Inneren der Tiere wahrscheinlich der Grund hierfür ist. KROGERUS (1939, S. 1231) hat auch die Einwirkung des Lichtes auf Moirinsekten studiert und kommt zu folgendem Schlussatz: »Es dürfte nicht zu kühn sein, zu behaupten, dass es vor allem der Beleuchtungsfaktor ist, der für schwach pigmentierte Insekten die offenen, sonnigen Moorbiotope als Lebensraum ausschliesst und sie auf die schattigen Bruchmoore verweist».

Bereits oben (S. 72—75) ist nachgewiesen worden, dass die Tagesrhythmik der Insektenarten der Feldschicht hochgradig von der Sonnenhöhe abhängig ist. Hierbei wurde betont, dass die Temperatur und die Luftfeuchtigkeit die Rhythmik vieler Arten bestimmen, aber dass auch der Lichtfaktor, wenigstens im Leben einiger Insekten, eine aktivitätsbegrenzende Rolle spielen könnte. Einige von mir angestellte Versuche scheinen diese Vermutung zu bestätigen.

Versuchsobjekte waren der Schmetterling *Nymphula stagnata* und die

R.F.	100 %	85 %	70 %	40 %	20 %
13.00	Ruhe	Ruhe	Schwache Akt.	Ruhe	Ruhe
14.00	Ruhe	Ruhe	Akt.	Ruhe	Ruhe
15.00	Ruhe	Ruhe	Ruhe	Ruhe	Ruhe
				50 % tote	50 % tote
16.30	Ruhe	Ruhe	Ruhe	Tot	Tot
17.00	Ruhe	Ruhe	Ruhe		
18.00	Ruhe	Ruhe	Tot		
19.00	Ruhe	Ruhe			
20.00	Ruhe	Ruhe			
21.30—2.30	Akt.	Akt.			
2.30—13.00	Ruhe	Ruhe			

Tabelle 25. Die Aktivität bei *Nymphula stagnata* bei konstanter Temperatur und normaler Beleuchtung in verschiedener relativer Feuchtigkeit.

Fliege *Dolichopus simplex*. Der erstere ist ein typischer Abend- und Morgenflieger, dessen Aktivitätsperiode zur Zeit des Versuches um 21.30 Uhr beginnt und bis Mitternacht andauert, um wieder in den Morgenstunden der Nacht zu beginnen. Letztere ist ein Tagesflieger mit der Aktivitätsperiode zu der Zeit, wenn die Sonne den Strand beleuchtet, mit Ausnahme der heissesten Stunden am Mittag (vgl. Diagr. 10). Der erste Versuch mit *N. stagnata* geht aus der Tabelle 25 hervor. Die Versuchstiere sind hier in Büchsen mit verschiedener relativer Feuchtigkeit von 100 bis 20 % eingeschlossen worden, und in allen Büchsen wurde die Temperatur konstant gehalten (19.5°) während die Beleuchtung in relativer derselben Weise variierte, wie draussen am natürlichen Standorte. In den Büchsen mit relativer Feuchtigkeit 70—20 % sterben die Schmetterlinge bald. In den feuchteren Büchsen wird die Aktivität zur selben Zeit wie draussen ein geleitet und hält mit unverminderter Intensität bis zum Tagesanbruch an. Der zweite Versuch mit derselben Art (Tabelle 26) ist so ange-

R.F.	100 %	70 %	Dunkler Raum
12.00	Ruhe	Ruhe	
20.00	Ruhe	Ruhe	
20.00—20.30	Akt.	Akt.	
20.30—21.30	Ruhe	Ruhe	
21.30—2.30	Akt.	Akt.	

Tabelle 26. Die Aktivität bei *Nymphula stagnata* in R.F. 100 und 70 % bei konstanter Temperatur aber variierender Beleuchtung. Nähere Erklärung im Text.

stellt worden, dass die Tiere in zwei Büchsen mit relativer Feuchtigkeit von 100 und 70 % in konstanter Temperatur (20°) gehalten wurden. Von 12 bis 20 Uhr ist die Beleuchtung normal und die Tiere in Ruhe gewesen. Um 20 Uhr ist die Beleuchtungsintensität herabgesetzt worden, und die Versuchstiere in beiden Büchsen haben gleich angefangen aktiv herumzufliegen. Bei Wiederherstellung einer normalen Beleuchtung um 20.30 Uhr, hat die Aktivität der Tiere aufgehört, um wieder zu beginnen, wenn zu normaler Zeit um 21.30 Uhr Dämmerung eintritt.

Diese Versuche zeigen meines Erachtens, dass *Nymphula stagnata* eine hohe relative Feuchtigkeit für ihre Aktivität verlangt; sie kann in trockener Atmosphäre überhaupt nicht lange existieren. Der Faktor der die abends beginnende Aktivität der Art auslöst, ist jedoch nicht die zunehmende relative Feuchtigkeit, auch nicht die abnehmende Temperatur, sondern die abnehmende Beleuchtungsintensität. Die Aktivitätspause an dem natürlichen Standorte um Mitternacht beruht wahrscheinlich auf die um diese Zeit allzu

niedrige Temperatur, denn bei dem Versuche, wo die Temperatur konstant hoch ist, setzt die Aktivität vom Abend bis zum Morgen fort. Das Ergebnis des späteren Versuches zeigt, dass die Rhythmik bei dieser Art nicht autonom ist.

Die Versuche mit *Dolichopus simplex* (Tabelle 27) sind unter ähnlichen Voraussetzungen angestellt worden. Aus der Tabelle geht hervor, dass auch

R.F.	100 %	85 %	70 %	40 %	20 %
13.00	Akt.	Akt.	Akt.	Schwache Akt.	Akt.
14.00	Akt.	Akt.	Akt.	Schwache Akt.	Schwache Akt.
15.00	Akt.	Akt.	Schwache Akt.	Ruhe	Tot
16.30	Schwache Akt.	Schwache Akt.	Tot	Tot	
17.00	Schwache Akt.	Schwache Akt.			
17.30—6.00	Ruhe	Ruhe			
6.30—13.00	Akt.	Akt.			

Tabelle 27. Die Aktivität bei *Dolichopus simplex* bei konstanter Temperatur und normaler Beleuchtung in verschiedener relativer Feuchtigkeit.

diese Art gegen Austrocknung empfindlich ist, ja, sogar empfindlicher als der Abendflieger *N. stagnata*. Diese Tatsache dürfte die Inaktivität des Tieres zu der Tageszeit, wo die relative Luftfeuchtigkeit am Strande am niedrigsten ist erklären; in den Versuchen in feuchter Luft setzt die Aktivität gleichmässig im Laufe der ganzen hellen Zeit des Tages fort. Im Übrigen folgt die Aktivität in konstant hoher Temperatur demselben Rhythmus, wie draussen am Strande. Es scheint also offenbar zu sein, dass auch die Tagesrhythmik dieser Art hauptsächlich vom Licht bestimmt wird.

Da viele in der Feldschicht der Ufer vorkommende Insektenarten eine in der Hauptsache ähnliche Tagesrhythmik haben, wie die obengenannten Experimentobjekte (Diagr. 10), ist man geneigt zu vermuten, dass die Beleuchtung auch hinsichtlich der Tagesrhythmik anderer Arten ein Faktor von ausschlaggebender Bedeutung ist. Eine derartige Generalisierung ist jedoch sicherlich zu grob; um eine richtige Auffassung von den Faktoren zu erhalten, die die Tagesrhythmik bestimmen, müsste jede Art experimentell untersucht werden. Eine autonome Rhythmik ist auch nicht ausgeschlossen. Die oben angeführten anspruchslosen Experimente dürften jedoch zu folgender Schlussfolgerung berechtigen: Die Aktivitätsperioden der in der Feldschicht der Ufer

vorkommenden Insektenarten im Laufe des Tages werden hauptsächlich von der Temperatur, der relativen Luftfeuchtigkeit und der Beleuchtung bestimmt, wobei für gewisse Arten die Intensität des letztgenannten Faktors die Länge der Aktivitätsperioden bestimmt.

Die Lichtintensität wechselt natürlich nicht nur zu den verschiedenen Tageszeiten, sondern auch von Platz zu Platz innerhalb kleinsten Raumes auf dem Strandgebiete, unter Vegetation von verschiedener Höhe und Dichte, in verschiedener Tiefe des Bodensubstrates u.s.w. Tabelle 28 veranschaulicht die Ergebnisse einiger Lichtmessungen, die zu zwei Zeitpunkten, am 20. 8. und

	20. 8	29. 8
Auf offener, vegetationsfreier Fläche ..	25000 L.	7500—8500 L.
Zone I. Dichte Vegetation (Gras) ..	2500—5000 L.	250—500 L.
Spärliche Vegetation		2500 L.
Unter dichtem Anspüllicht ..	1.6—5 L.	1.6—5 L.
Unter spärlichem Anspüllicht.	2000—3500 L.	1500—2500 L.
Zone II. Unter <i>Carex vesicaria</i> -Veget.	1000—1500 L.	50—200 L.
In <i>Carex vesicaria</i> -Büscheln .	100—250 L.	
Zone III. Spärliche <i>Scirpus palustris</i> - Veget.....	12500—15000 L.	

Tabelle 28. Die Lichtstärke ausgedrückt in Lux innerhalb verschiedener Teile des Strandgebietes in P p p.

29. 8. 1945, und zwar beide Male zwischen 13—13.30 Uhr innerhalb des Ufergebietes in P p p angestellt wurden. Die Messungen sind mit einem photoelektrischen Lichtmesser, Typ Ombrux, ausgeführt worden. Die Intensität der Sonnenstrahlung war bei beiden Gelegenheiten verschieden; am 20. 8. war der Himmel völlig wolkenfrei, am 29. 8. dagegen von einem leichten Wolkenschleier bedeckt. Die erhaltenen Werte der Lichtstärke, ausgedrückt in Lux, variieren natürlich unaufhörlich an ein und demselben Platz des Standortes und interessieren deshalb in diesem Zusammenhange weniger, als ein Vergleich zwischen den gleichzeitig gemessenen Lichtstärken an verschiedenen Teilen desselben Standortes. Ein derartiger Vergleich zeigt, welche Strandteile hinsichtlich der Beleuchtungsverhältnisse im grossen ganzen gleichwertig sind, was, verglichen mit der Verteilung der Insekten innerhalb des Strandgebietes, natürlich von grosser Bedeutung ist, um zu verstehen, welche Rolle der Lichtfaktor im Leben der verschiedenen Insektenarten spielt.

Ein Studium über die Verteilung der Käfer innerhalb des Strandgebietes zeigt, dass viele Arten Strandteile zu bevorzugen scheinen, wo Lichtintensität

eines bestimmten Grades, stärker oder schwächer, herrscht. Um dies durch Beispiele zu veranschaulichen, wähle ich eine Käfergruppe, *Carabidae*, die ein dankbares Objekt für das Studium dieses ökologischen Detailproblems ausmacht.

LINDROTH (1945) gibt bezüglich jeder Carabidenart über die Ökologie Mitteilungen, wobei der Grad der Beschattung hervorgehoben wird, den die betreffende Art verlangt, um in ihrem Milieu zu gedeihen. Dies ist natürlich für die Wahl ihres Standortes für jede Art von grosser Bedeutung, wirkt aber auch auf ihren Aufenthaltsplatz innerhalb ein und desselben Standortes ein, wo die Beleuchtungsverhältnisse in den verschiedenen Teilen wechseln. Die Angaben, die von LINDROTH (op. c.) stammen, stimmen im allgemeinen mit dem Auftreten der Arten innerhalb meiner Untersuchungsgebiete gut überein.

Die einzigen ausgeprägt heliophilen Carabiden innerhalb des Untersuchungsgebietes sind *Elaphrus riparius*, *Bembidion obliquum* und der mehr zufällig auftretende *Pterostichus coerulescens*. Diese Arten bevorzugen alle vegetationsfreie Strandgebiete oder Teile des Strandes, wo die Vegetation sehr spärlich ist. Wie bereits hervorgehoben, (S. 44), fehlt *E. riparius* beinahe ganz in P p p, mit grösster Wahrscheinlichkeit aus dem Grunde, weil eigentliche vegetationsfreie Gebiete hier fehlen. LINDROTH (1945, S. 465) betont auch: »Diese Art ist ausgeprägter heliophil als *cupreus* und verträgt keine Beschattung». Diese Arten scheuen auch nicht die heisseste Mittagssonne auf den frei exponierten Strandflächen.

Wenn auch alle übrigen an den Ufern regelmässig vorkommenden Carabiden ein mehr verborgenes Dasein in dem Bodensubstrat oder unterhalb der Vegetation führen, sind sie doch nicht in gleich ausgeprägtem Masse skotophil. Hinsichtlich dieses Umstandes scheinen mir folgende Arten nahe miteinander verwandt zu sein:

Elaphrus cupreus
Chlaenius tristis
 — *nigricornis*

Blethisa multipunctata
Agonum viduum
 — *versutum*

Von diesen scheint *C. tristis* die am wenigsten skotophile zu sein. Diese Art habe ich oft spontan auf frei exponierten Strandteilen herumlaufen sehen, wenn der intensivste Sonnenschein herrschte, obwohl sie sich jedoch gewöhnlich unter der Vegetation oder im Bodensubstrat versteckt. Auch die übrigen Arten werden ab und an im vollen Sonnenschein auf der Erdoberfläche beobachtet, obwohl sie sich jedoch in der Regel innerhalb solcher Teile des Strandes aufhalten, wo die Lichtintensität etwas schwächer ist, in spärlicher Vegetation oder im Vorsommer in den dünneren Teilen des Anspülchwalles (vgl. Tabelle 28).

Folgende Arten scheinen mir ausgeprägter skotophil als die obenerwähnten zu sein:

Oodes helopioides	Agonum Thoreyi
Bembidion guttula	— piceum
Agonum gracile	— fuliginosum

Kennzeichnend für diese Arten ist, dass sie im Vorsommer in den tieferen Teilen des Anspülichtwalles angetroffen werden, und später im Sommer eine ausgeprägte Vorliebe für die Strandgebiete zeigen, wo die Vegetation aus hohem und dichtem *Carex vesicaria* besteht. Die zwei letztgenannten *Agonum*-Arten habe ich ausschliesslich innerhalb dieser Strandteile beobachtet.

Ein noch verborgeneres Dasein unter der stellenweise dichten Moosdecke, oder in sehr dichter Vegetation, in dem Wurzelsystem der *Carex*-Büschel u.s.w. führen die Arten:

Dyschirius globosus	Pterostichus minor
Bembidion Doris	— diligens

Beispiele dafür, dass sich auch übrige Strandinsekten hauptsächlich innerhalb solcher Strandgebiete aufhalten, wo Licht von einer bestimmten Intensität herrscht, könnten leicht angeführt werden. Ich beschränke mich jedoch hier nur auf ein paar typische Artengruppen.

Die Staphyliniden sind im allgemeinen ausgeprägt skotophil, leben fast ausschliesslich im Bodensubstrat und kommen nur, wenn sie beunruhigt werden, auf die Erdoberfläche. Ausnahmen sind die *Stenus*-Arten, die gerne in vollem Sonnenschein auf frei exponierten Strandflächen herumlaufen, oder hoch oben auf exponierten Plätzen der Vegetation klettern.

Dagegen sind die Arten innerhalb der Familien *Coccinellidae* und *Chrysomelidae* typisch heliophile Tiere, die auf den Ufern die am stärksten von der Sonne beleuchteten Teile aufsuchen, entweder oben in der Vegetation, am Anspülichtwall oder auf vegetationsfreien Stellen des Bodens. Auch die Curculioniden *Bagous lutosus*, *B. lutulentus* und die *Phytobius*-Arten scheinen einen ausgeprägt heliophilen Charakter zu haben.

Dass viele Strandinsekten an die Beleuchtungsverhältnisse ihres Milieus bestimmte Forderungen stellen, scheint also offenbar zu sein. Die Verteilung der Arten innerhalb des Strandgebietes muss deshalb in nicht unwesentlichem Grade mit der Intensität der Insolation innerhalb verschiedener Teile des Strandes in Zusammenhang gestellt werden. Indessen wäre es sicherlich falsch anzunehmen, dass allein das Licht der Faktor wäre, der diese Verteilung bedingt. Man sieht leicht ein, dass ein intimer Zusammenhang zwischen den beiden Faktoren, dem Licht und der Temperatur besteht. An den Stellen

des Strandgebietes, wo die Einstrahlung z.B. zufolge einer spärlichen Vegetation stark ist und wo also die Lichtintensität grösser ist, als innerhalb der Gebiete mit dichter Vegetation, steigt die Temperatur während derselben Zeit mehr als in Teilen, die mehr beschattet sind. Man kann deshalb annehmen, dass es der Temperaturfaktor ist, der die Verteilung der Insekten innerhalb verschieden stark beleuchteter Teile des Strandes bedingt. An den sonnenbestrahlten Teilen wäre die Temperatur für die skotophilen Arten allzu hoch, während dagegen die heliophilen für ihre Aktivität eine hohe Temperatur verlangen würden. Die Strahlungsintensität muss auch in hohem Grade auf die Körpertemperatur der Insekten einwirken. Die Tatsache, dass viele Strandkäfer, z.B. Carabiden und Staphyliniden ausgeprägt skotophile Tiere sind, hängt augenscheinlich auch damit zusammen, dass sie bei direkter Bestrahlung zu einer für sie verhängnisvollen Temperatur erwärmt werden, weshalb ihre von den Beleuchtungsverhältnissen bedingte Verteilung letztenendes auf den Temperaturfaktor zurückgeführt werden kann. Auf diese Frage werde ich noch im Kap. V zurückkommen im Zusammenhang mit den Untersuchungen über die Körpertemperatur der Insekten.

Andererseits können Beispiele für Arten gegeben werden, deren von der Insolationsintensität bedingte Verteilung innerhalb des Strandgebietes nicht auf den Temperaturfaktor zurückgeführt werden kann. Früher wurde betont, dass *Bembidion obliquum* ein ausgeprägt heliophiles Tier ist. Man könnte deshalb erwarten, dass die Art auch stark thermophil sein müsste; wenn sie in intensivem Sonnenschein auf der Bodenfläche umherläuft, muss ihre Körpertemperatur ansehnlich steigen. Indessen wurde gezeigt (S. 95), dass das Temperaturpräferendum dieser Art tiefer liegt, als das der anderen Carabidenarten, die hinsichtlich dieses Umstandes untersucht wurden. Nicht einmal der ausgeprägt heliophile *Elaphrus riparius* scheint besonders thermophil zu sein; die Art kommt innerhalb der hellsten Teile des Strandes vor, auch wenn diese nicht von der Sonne bestrahlt oder wärmer als der Strand im Übrigen sind, anstatt dass sie, wie es zu erwarten wäre, falls die Thermophilie die Ursache der Verteilung wäre, zu dieser Tageszeit andere Strandteile aufsuchen würde, an denen die Temperatur nun am höchsten ist.

Unter den Käfern, die auf den beleuchteten Strandgebieten nicht vorkommen, gibt es auch typisch thermophile Tiere, die, falls der Temperaturfaktor für ihre Verteilung entscheidend wäre, kaum ausschliesslich unter dichter Vegetation oder tiefer in dem Bodensubstrat zu finden wären. Es wurde hervorgehoben, dass *Badister dilatatus* stark thermophil ist, und sein Temperaturpräferendum liegt auch hoch (S. 94). *Agonum fuliginosum*, *gracile* und *piceum* sind auch thermophil betont und werden im Vorsommer nur auf den am meisten ausgeprägten Wärmegebieten angetroffen, während sie, wie hervorgehoben worden ist, später im Sommer stark beschattete Strandteile unter

hoher Vegetation bevorzugen. *Agonum piceum* ist bedeutend schwächer pigmentiert, als übrige Strandcarabiden und ihre Skotophilie kann deshalb dadurch bedingt sein, dass die Sonnenstrahlung schädliche Veränderungen im Inneren des Tieres zu verursachen vermag, ähnlich wie KROGERUS (1932, S. 154; 1939, S. 1230) gezeigt hat, dass dies der Fall mit vielen anderen, schwach pigmentierten Insekten ist.

Es scheint also, als ob man beim Erforschen der Ursachen der von der Insolationsintensität bedingten Verteilung der Insekten auf dem Strande die beiden ökologischen Faktoren, das Licht und die Temperatur, berücksichtigen müsste.

Ein Ausweg zur Beurteilung der Bedeutung des Lichtfaktors für die Verteilung der Insekten wäre der, in einer »Lichtorgel« ihre Lichtoptima zu bestimmen unter gleichzeitiger Eliminierung der Temperatur und der relativen Feuchtigkeit. Solche Versuche sind bis heutigen Tages in sehr kleinem Grade angestellt worden. NORDBERG (1936, S. 83) hat die Lichtoptima der Vogelnidicolen bestimmt, wobei der Apparat wahrscheinlich diffusem Licht ausgesetzt wurde. AGRELL (1941, S. 120—124) hat die Optima der Collembolenarten bestimmt, wobei eine starke Lampe als Lichtquelle benutzt wurde. Er teilt nicht mit, ob er die Temperatur in den verschiedenen Teilen des Apparates kontrolliert hat. Viele Collembolenarten scheinen nach AGRELL Licht von einer bestimmten Intensität zu bevorzugen. BACKLUND (1945, S. 96—97), der Versuche mit einer Art Lichtorgel im Sonnenschein angestellt hat, teilt nichts über den Temperaturfaktor mit, aber es ist offenbar, dass die Temperatur in verschiedenen Teilen seines Apparates sehr verschieden und also der Apparat im gleichen Grade eine Temperaturorgel wie eine Lichtorgel sein muss. Einige eigene Versuche, die ich in einer Lichtorgel im Sonnenschein angestellt habe, lasse ich hier unbeachtet, weil die Experimente aus demselben Grunde keine eindeutigen Resultate ergeben haben.

D. Sonstige Faktoren.

Der Wind. Für die Strandinsekten, die im Bodensubstrat leben, oder die sich hauptsächlich auf dem Erdboden unter dichter Vegetation aufhalten, muss der Wind ein ökologischer Faktor von völlig untergeordneter Bedeutung sein. Im Leben der innerhalb der Feldschicht vorkommenden Arten kann indessen dieser Faktor eine Rolle spielen.

Die drei ökologischen Faktoren, die Temperatur, die Feuchtigkeit und der Wind stehen alle deshalb in einem intimen Zusammenhang miteinander, weil gerade die Intensität dieser Faktoren vor allem die Körpertemperatur der Insekten zu einem bestimmten Zeitpunkt in einem bestimmten Milieu bestimmen. Die Körpertemperatur des Insektes dürfte zu einem wesentlichen

Teil zur Wahl des Aufenthaltsortes innerhalb eines Standortes beitragen. Man sieht deshalb ein, dass diesen ökologischen Faktoren eine grosse artverteilende Bedeutung zugeschrieben werden muss. Der Wind wirkt in erster Hand austrocknend, weil er fortwährend mit Feuchtigkeit gesättigte Luft aus der Umgebung des Insektes entfernt und statt dessen gewöhnlicherweise trockenere Luft als Ersatz bringt; hierdurch muss die Transpiration des Insektes erhöht werden, wodurch eine Temperatursenkung im Körper des Insektes stattfindet. Der Wind wirkt also in diesem Falle vor allem als Antagonist der wärmezuführenden Faktoren.

Der Wind hat natürlich auch eine direktere Einwirkung auf viele Insekten. Leichte Arten mit grossen Flügeln werden vom Winde behende von ihren eigenen Aufenthaltsorten in fremde Standorte übergeführt. Beide von mir untersuchten Strandgebiete sind landeinwärts recht gut von dem dichten Gebüschrande isoliert, der das supraaquatile Strandgebiet aufwärts begrenzt, und irgend eine vom Winde verursachte Vermischung der Elemente vom Strande und vom Hintergelände des Strandes kommt deshalb nicht in nennenswertem Ausmasse vor. Was die Isolierung von dem See betrifft, existiert sie im Frühling und im Vorsonnmer auf beiden Ufern überhaupt nicht. Gegen Ende der Vegetationsperiode entsteht in P p p durch das Aufwachsen dichter und hoher *Phragmites*-Bestände eine sehr effektive Mauer gegen die Bucht hinaus, während L t e das Jahr hindurch in offener Verbindung mit dem See steht und deshalb weitgehend stärker von den Winden beeinflusst wird, die gegen das Land wehen. Dieser Umstand verursacht auch, wie auf Seite 45 hervorgehoben wurde, die Verschiedenheiten der Insekterfauna der Uferfeldschichten. Für die eigentliche Strandzone fremde Elemente, vor allem Chironomiden und gewisse Trichopteren, treten in L t e mit viel höherer Abundanz und regelmässiger auf, als in P p p. Der effektive Schirm, den die dichten Weidenbestände landeinwärts bilden, trägt zur Anhäufung der vom Winde an Land getriebenen Insekten innerhalb des Strandgebietes bei.

Die Bodenreaktion. In letzterer Zeit ist unter vielen Forschern die Aufmerksamkeit auf die Rolle gerichtet worden, die die Azidität als ökologischer Faktor spielen könnte. Bekannt ist die Tatsache, dass ein Zusammenhang zwischen vielen Süsswassertieren und der Azidität des Mediums nachgewiesen worden ist, wenn auch die Einwirkung der Azidität auf viele dieser Tiere mehr scheinbar als direkt ist. Was die Landtiere betrifft, hebt AGRELL (1941, S. 127) folgendes hervor: »Bei den Tieren, die in einem Luftmedium leben und also nicht in demselben engen Kontakt mit dem umgebenden Substrat stehen, wie die Wassertiere, dürfte die Azidität ferner, wenn sie nun überhaupt einwirkt, hauptsächlich als ein Nahrungsfaktor anzusehen sein». AGRELL kommt bei seinen Untersuchungen auch zu der Schlussfolgerung, dass die Azidität für Collembolen ein Faktor von völlig untergeordneter Bedeutung ist. KRO-

GERUS (1939, S. 1229) hat inzwischen durch direkte Präferenzversuche nachgewiesen, dass einige Ameisenarten und der Käfer *Agonum ericeti* von der Azidität des Substrates entscheidend beeinflusst sind, und dass ihr Vorkommen an verschiedenen Standorten augenscheinlich zum grossen Teil von diesem Faktor bestimmt wird.

Messungen der Azidität des Bodens innerhalb meiner Untersuchungsgebiete haben ergeben, dass eine weitgehende Übereinstimmung in dieser Hinsicht zwischen den beiden Ufern und zwischen verschiedenen Teilen desselben Strandes herrscht. Die Azidität steigt jedoch in gewissem Grade vom Wasserrande landeinwärts, wie Tabelle 29, basiert auf Messungen nach der kolorimetrischen Methode von GILLESPIE, zeigt. Die Messungen sind in P p p (23. 6. 1937) angestellt worden.

Beim Wasserrande	6.4
5 m. vom Wasserrande landeinwärts	6.4
13 » » » » »	5.6

Tabelle 29. Die Azidität des Bodens in P p p.

Auf Grund der relativ kleinen Variationen in der Azidität des Bodens kann diesem Faktor auf diesen Standorten kaum eine grössere Bedeutung zugeschrieben werden. Irgendwelche direkte Präferenzversuche habe ich auch deshalb nicht angestellt. Hinsichtlich einiger solcher Arten, die nur in grösserer Entfernung vom Wasserrande vorkommen, kann inzwischen die Azidität des Bodens ein Faktor von Bedeutung sein. Zwei Arten, die nur ganz in der nächsten Nähe des Weidengebüsches in der späteren Hälfte des Sommers angetroffen werden, wenn die hier vorkommende Humuserde schon ausgetrocknet ist, sind *Agonum obscurum* und *Calathus micropterus*. LINDROTH (1945) hebt auch hervor, dass diese beiden Arten eine ausgesprochene Humusschicht verlangen, um zu gedeihen. In diesem Falle kann die saurere Humuserde in längerer Entfernung vom Wasserrande das Vorkommen der Arten innerhalb dieses Strandgebietes bedingen.

Kap. V

Untersuchungen über die Körpertemperatur der Strandcarabiden.

A. Allgemeines über die Körpertemperatur der Insekten. Messungsmethoden.

Die Körpertemperatur der Insekten, sowie die aller poikilothermen Tiere ist bekanntlich in hohem Grade von der Temperatur der Umgebung abhängig. Alle diejenigen Faktoren, die das Mikroklima eines Standortes gestalten und die mikroklimatischen Temperaturverhältnisse bestimmen, wirken auch auf

die Körpertemperatur eines Insektes bestimmend ein. Aber die Temperatur des Insektes ist auch von dem Aktivitätsgrad des Tieres beeinflusst, mit anderen Worten von der Wärme, die bei dem Stoffwechsel erzeugt wird und von der eigenen Bauart des Tieres, also dessen Farbe, Form, Grösse, Beschaffenheit des Chitinpanzers u.s.w.

Die Faktoren, die vor allem die Temperatur in der bodennahen Luftschicht bestimmen — in diesem Falle das Wesentlichste — sind, wie MAZEK-FIALLA (1940, S. 182) hervorhebt, teils die direkte Sonnenstrahlung und die diffuse Himmelsstrahlung mit ihren beiden Komponenten Licht und Wärme, teils die Rückstrahlung von dem Boden, d.h. die reflektierte Strahlung und die dunkle Eigenstrahlung. Die Rückstrahlung, die in der bodennahen Luftschicht von grosser Bedeutung ist, steht wiederum unter dem Einfluss der Farbe, Struktur und des Feuchtigkeitsgrades des Bodens. Der Beleuchtungsgrad des Erdbodens ist selbstverständlich ein sehr wesentlicher, temperaturbestimmender Faktor; eine dichte Vegetation setzt die Einstrahlung herab und verkleinert deshalb auch die Rückstrahlung. Die relative Feuchtigkeit der Luft in den tiefsten Luftschichten beeinflusst in hohem Grade die Temperatur, denn je kleiner die relative Feuchtigkeit ist, umso grösser ist die Transpiration, die ihrerseits eine Herabsetzung der Temperatur bewirkt. Auch der Wind, der doch in den tiefsten Luftschichten in der Vegetation sehr herabgesetzt ist, wirkt transpirationserhöhend und deshalb temperaturerniedrigend.

Die Körpertemperatur des Insektes ist demnach unter dem Einfluss eines ganzen Komplexes von temperaturbedingenden Klimafaktoren. Alle diese Faktoren wechseln unausgesetzt bezüglich ihrer Intensität in Zeit und Raum, und ein Insekt auf seinem natürlichen Standorte ist ständig dem zusammengesetzten Einflusse dieser Faktoren ausgesetzt in einer fast unendlichen Anzahl von Kombinationsmöglichkeiten zwischen verschiedenen Intensitäten jedes einzelnen Faktors. Auch die eigene Temperatur des Insektes muss somit stetem Wechsel ausgesetzt sein. Aber man muss annehmen, dass jede Insektenart eine bestimmte artbedingte Temperaturregion zu ihrer Verfügung hat. Es gilt nun für das Insekt, sich je nach Möglichkeit der Umgebung so anzupassen, dass seine von den verschiedenen Faktoren bedingte Körpertemperatur während einer so langen Zeit wie möglich innerhalb der für die Art fixierten Temperaturgrenzen liegt. Im Vorausgesagten ist festgestellt worden, dass das Leben der Strandinsekten sich in hohem Grade nach den Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen innerhalb des Standortes richtet. Hinsichtlich dessen, was oben über die Abhängigkeit der Körpertemperatur von den Milieufaktoren hervorgehoben worden ist, kann man einsehen, dass Messungen der Körpertemperatur bei den Strandinsekten unter Einwirkung verschiedener Intensitäten der verschiedenen temperaturbedingenden Faktoren dazu beitragen können, dass man die Gründe der Verteilung und des Verhaltens der

Insekten innerhalb des Standortes versteht, sowie, dass man ein tieferes Verständnis der Wirkungsweise der einzelnen klimatischen Faktoren erhält.

Die Messungen, die unten angeführte Resultate ergeben haben, sind während der Jahre 1945 und 1946 im physikalischen Institut zu Helsingfors gemacht worden, wo Arbeitsplatz und Instrumente mir freundlichst zur Verfügung gestellt wurden. Ich will in diesem Zusammenhange dem Chef des Institutes, Professor N. FONTELL, für die wertvollen Anweisungen danken, die er mir bei der Besprechung der Probleme gegeben hat, die mit diesen Studien zusammenhängen. Dr. Phil. T. JUUSELA hat mir Teile der nötigen Apparatur zur Verfügung gestellt, wofür ich ihm grossen Dank schulde. Besonders gross ist meine Dankbarkeit gegenüber Kand. Phil. P. TUOMIKOSKI, der mit aufopferndem Interesse meine Untersuchungen verfolgt hat. Ohne seine grossartige Hilfe sowohl beim Bauen der Apparatur, wie beim Anstellen der Versuche wären meine Untersuchungen auf Grund meiner anspruchslosen Kenntnisse der Physik gescheitert.

Die Messungen sind mit Thermoelementen ausgeführt. Die Thermonadel, mit der die Temperatur des Versuchstieres gemessen wurde, ist so konstruiert, dass man die Enden zweier, c:a 3 cm. langen, ganz dünnen Drähte aus Kupfer und Konstantan zusammengelötet hat. Die anderen Enden dieser Drähte sind mit etwas dickeren, in Wachsröhren eingeschlossenen Drähten desselben Materials zusammengelötet worden, die zur anderen Lötstelle leiten, welche in eine Thermosflasche mit Wasser von bestimmter, konstanter Temperatur eingesenkt wurde. Die Stromstärke ist mit einem dem Stromkreis angeschlossenen, empfindlichen Spiegelgalvanometer gemessen worden. Ich habe mit vier gleich gebauten Thermonadeln gearbeitet, die mit einem Umschaltungsmechanismus so in Verbindung gestellt waren, dass im Laufe einiger Sekunden bei vier Versuchstieren Messungen gemacht werden konnten. Vor Beginn der Versuche hat natürlich eine Kalibrierung stattgefunden, und im Laufe der Versuche sind ununterbrochen Kontrollkalibrierungen vorgenommen worden.

Die Messungen sind an lebendem Material angestellt worden. Als Versuchstiere dienten ausschliesslich Carabiden. Diese sind relativ grosse Objekte, an denen man ziemlich leicht Versuche anstellen kann. Ausserdem nehmen sie eine zentrale Stellung unter den Insekten ein, die Gegenstand meiner Studien waren. Eine der grössten Schwierigkeiten, die man überwinden musste, ehe die Versuche beginnen konnten, war die Ausarbeitung einer Methode zur Anknüpfung der Tiere während der Versuchszeit. Nach vielem Misslingen glückte es mir, die Tiere effektiv anzukrüpfen, indem ein dünner, an einem Holzsplitter festgemachter Klemmer über der Grenze zwischen Thorax und Elythra festgeschraubt wurde. Auf diese Art konnte die Bewegung des Tieres von der Stelle verhindert werden, und es konnte nur den Kopf, die Extremitäten und das Abdomen bewegen. Die Thermonadel ist in dem Enddarm des Tieres

angebracht. Nach der ersten Aufregung beruhigt sich das Tier bald und hält sich im allgemeinen still bis die Körpertemperatur, wenn die äussere Temperatur erhöht wird, bis annähernd $+40^{\circ}$ steigt.

Messungen der Körpertemperatur bei Insekten und Untersuchungen darüber, wie diese von verschiedenen äusseren Faktoren beeinflusst wird, von der Bauart der Tiere und der Aktivität derselben, sind in erstaunenswert, kleinem Grade angestellt worden. Seit der Zeit, zu der BACHMETJEV (1899, 1901) die Ergebnisse seiner bahnbrechenden Untersuchungen veröffentlicht haben verschiedene Forscher auf diesem Gebiete weiter gearbeitet, aber irgendeine grössere, zusammenfassende Untersuchung ist nicht gemacht worden. In den letzten Jahrzehnten sind jedoch viele kleinere, aber nicht weniger interessante Spezialuntersuchungen veröffentlicht worden, die in methodischer Hinsicht, sowohl was selbst die Methode zur Messung der Körpertemperatur, wie die Messung der Intensität der mikroklimatischen Faktoren im Milieu der Tiere betrifft, immer mehr entwickelt worden sind. Aber diese Spezialuntersuchungen zeigen nur immer deutlicher, wie klein unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete sind und wie unerhört kompliziert die Frage nach den Ursachen des Temperaturwechsels der poikilothermen Tiere ist. Ich kann hier all die Untersuchungen, die dieses Gebiet berühren, nicht nennen, sondern verweise auf die Zusammenstellung, die von GUNN (1942) veröffentlicht worden ist. Im Folgenden werden nur die Arbeiten genannt, die mit meinen eigenen Untersuchungen eng verknüpft sind.

B. Die Körpertemperatur der Strandcarabiden, wenn Strahlung und andere störende Momente eliminiert sind.

Tabelle 30 gibt die Ergebnisse der grundlegenden Temperaturmessungen, die ich an meinen Versuchstieren gemacht habe. Bei diesen Experimenten habe ich versucht, den Einfluss auf die Körpertemperatur zu eliminieren, den verschiedene Arten von Strahlung, Transpiration und Aktivität des Tieres haben können. Die Versuche sind in einem Raum mit schwacher Beleuchtung angestellt worden. Dabei sind die Tiere in einem Thermostat (in Proberöhren eingeschlossen, die in ein Wasserbad gesenkt sind) gehalten worden, dessen Temperatur bei den verschiedenen Versuchen zwischen 19° und 24° war. Irgendein nennenswerter Einfluss von Strahlung (mit Ausnahme der dunklen Wärmestrahlung des umgebenden Wassers) kann unter diesen Bedingungen nicht vorkommen, und die Tiere haben sich in Ruhe befunden. Sämtliche Versuche sind in mit Feuchtigkeit gesättigter Luft angestellt worden, wo unter den gegebenen Umständen keine Transpiration infrage kommen kann, und in Luft mit der relativen Feuchtigkeit von 70 %, wo eine, wenn auch bei dieser Temperatur nur unbedeutende, Transpiration vermutet werden kann. Unter

	R.F.	Luft-temp.	Körpertemp.		R.F.	Luft-temp.	Körpertemp.
Elaphrus cupreus	70	21.0	21.8	Agonum versutum	70	22.0	22.2
	70	20.0	21.2		70	19.0	19.6
	100	20.5	21.5		70	19.0	19.7
	100	20.0	22.2		70	18.0	19.2
Blethisa multipunct.	70	19.0	19.9		70	18.0	20.0
	70	19.0	21.0		100	21.8	22.2
	70	19.1	19.5		100	19.0	20.7
	70	19.1	20.1		100	18.0	20.8
	70	18.0	19.7		100	18.0	19.4
	100	19.1	19.6		100	18.0	20.8
	100	19.0	20.6	Agonum viduum	70	23.7	23.3
Oodes helopioides	70	19.0	20.2		70	22.8	23.4
	70	19.0	20.0		70	18.0	19.0
	100	19.0	21.8		70	18.0	19.3
Chlaenius tristis	70	18.0	17.7		100	23.7	23.8
	100	18.0	20.4		100	18.0	18.7
Pterostichus nigrata	70	19.5	20.5	Agonum fuliginosum	70	19.5	20.5
Pterostichus minor	70	19.0	20.3		100	20.5	21.3
	70	19.0	19.9				
	100	19.0	19.9				

Tabelle 30. Die Körpertemperatur bei Carabiden im Vergleich der Temperatur der Umgebung wenn die Tiere in Ruhe verharren und der Einfluss einer direkten Bestrahlung eliminiert ist.

diesen Umständen könnte man ja erwarten, dass die Körpertemperatur der Insekten mit der Temperatur der Umgebung ziemlich gut übereinstimmen sollte. Dies ist auch der Fall, wenn auch in den meisten Versuchen eine unbedeutende Übertemperatur bei den Versuchstieren festzustellen war. Nur in zwei Fällen liegt die Temperatur des Versuchstieres unter derjenigen der Umgebung. Die unbedeutende Übertemperatur der Tiere dürfte in diesem Falle hauptsächlich auf der Wärme beruhen, die bei dem Stoffwechsel der Tiere entsteht, obwohl sie sich in Ruhe befinden. Ein nennenswerter Unterschied zwischen der Körpertemperatur in RF 70 % und 100 % kann nicht festgestellt werden. Dieses zeigt, dass die Transpiration unter diesen Umständen eine untergeordnete temperaturinfluierende Bedeutung hat.

Auf den natürlichen Standorten sind die Verhältnisse selten so, dass eine gleich grosse Übereinstimmung zwischen der äusseren Temperatur und der Körpertemperatur der Insekten, wie bei diesen Versuchen, vermutet werden kann. Strahlung verschiedener Art, die Einstrahlung und die daraus folgende Rückstrahlung von dem Boden muss nämlich auf die Temperatur des Tieres einwirken und die Temperatur des Tieres mehr erhöhen als die der Umgebung.

Nur in der Nacht und an sehr trüben Tagen ist die Einstrahlung derart herabgesetzt, dass sie den Verhältnissen bei den angestellten Versuchen entsprechen könnte. Dasselbe gilt, wenn sich die Tiere auf geschützten Plätzen, im Bodensubstrat bei genügender Tiefe befinden.

Der Schlussatz, den man auf Grund dieser Versuche ziehen dürfte, ist, dass ein Laufkäfer, der bei normaler Temperatur im Sommer (c:a $+ 20^{\circ}$) im Bodensubstrat oder auf der Bodenoberfläche in Ruhe verharret, in der Nacht oder an trüben Tagen eine Körpertemperatur hat, die nur wenig über derjenigen der Umgebung ist. Es ist zu bemerken, dass sich unter diesen Umständen die Tiere in ganz feuchter oder in fast ganz mit Feuchtigkeit gesättigter Luft befinden, weshalb die Transpiration nicht in nennenswertem Grade auf die Körpertemperatur Einfluss ausüben kann (vgl. S. 120).

C. Die Körpertemperatur der Strandcarabiden bei Aktivität.

Es ist eine bekannte Tatsache, dass die Körpertemperatur der Insekten bei erhöhter Muskelaktivität erheblich steigt. Diesen Schlussatz kann man schon auf Grund der stark erhöhten Sauerstoffkonsumtion (KALMUS 1929) bei einem Insekt ziehen, das die Flügel bewegt, ehe es auffliegt. Aber auch durch direkte Messungen hat man dies feststellen können. Schon BACHMETJEV (1901, S. 13—33) gibt Beispiele, nach denen die Körpertemperatur bei Schmetterlingen (z.B. *Saturnia pyri*, *Sphinx pinastri*, *Deilephila euphorbiae*) wenn sie die Flügel vor dem Fliegen rege bewegen, in einigen Minuten 10° über die Temperatur der Umgebung steigen, und, wenn die Tiere zu Ruhe gehen, schnell sinken kann. DOTTERWEICH (1928) hat gezeigt, dass eine Körpertemperatur von c:a $+ 30^{\circ}$ notwendig ist, damit eine von ihm untersuchte Sphingide die Flucht ergreifen soll, und dass diese Temperatur, wenn auch die Temperatur der Umgebung tief ist, durch schnelles Flügelschwirren zu erreichen ist. BODENHEIMER (1934) hat bei *Macroglossa stellatarum* unter gleichen Umständen eine Erhöhung der Temperatur beobachtet, die jedoch nicht so gross ist, wie die von DOTTERWEICH (op. c.) festgestellte.

Um zu untersuchen, wie die Körpertemperatur der Strandcarabiden von der eigenen Aktivität des Tieres beeinflusst ist, habe ich eine Anzahl Experimente ausgeführt, die nach folgender Methode geschahen. Die Versuchstiere wurden in gewöhnlicher Weise mit einem Klemmer über der Grenze zwischen Thorax und Elythra befestigt. Sobald sich die Tiere beruhigt hatten und für einige Zeit stillblieben, wurde die Temperatur gemessen. Danach ist das Tier mit einem Holzsplitter gereizt worden, mit der Folge, dass die Extremitäten sich heftig bewegten, ebenso der Kopf und die Antennen. Unmittelbar nach dieser Aktivität ist die Körpertemperatur wieder gemessen worden. Nachdem die Tiere wieder eine Weile ruhig gewesen waren, hatte man eine neue Messung

angestellt; danach sind sie wieder gereizt worden und die Temperatur ist gemessen worden u.s.w. Messungen haben bei verschiedenen Arten völlig übereinstimmende Resultate ergeben. In der Tabelle 31 sind die Ergebnisse der Art *Blethisa multipunctata*.

Die Temperatur der umgebenden Luft:	20.0°
» » des Versuchstieres in Ruhe:	23.6°
» » » » nach heftiger Aktivität:	25.5—25.8°
» » » » in Ruhe:	24.0°
» » » » nach heftiger Aktivität:	25.8—26.2°
» » » » in Ruhe:	22.7—23.0°

Tabelle 31. Die Körpertemperatur bei verschiedener Aktivität des Tieres (*Blethisa multipunctata*).

Die heftigen Bewegungen, die die Tiere mit den Extremitäten ausführten, schienen denen zu entsprechen, die sie ausführen, wenn sie auf dem Boden schnell herumlaufen. Dies lässt vermuten, dass die Körpertemperatur einer auf dem Strand herumlaufenden Carabide c:a 2° höher liegt, als die einer in Ruhe verharrenden, und c:a 3—4° über der Temperatur der Umgebung. Dies natürlich unter der Voraussetzung, dass wie im vorhergehenden Falle, der Einfluss der Strahlung im Wesentlichen eliminiert ist.

D. Die Einwirkung der Strahlung auf die Körpertemperatur.

Wie früher hervorgehoben worden ist, werden die mikroklimatischen Temperaturverhältnisse auf einem Standorte hauptsächlich von der Einstrahlung und der zum grossen Teil von ihr bedingten Intensität der Rückstrahlung bestimmt. Der Erdboden selbst, sowie die auf ihm befindlichen Pflanzen, Tiere und anderen Gegenstände werden bei der Einstrahlung erheblich stärker erwärmt, als die umgebende Luft. Es ist deshalb ganz selbstverständlich, dass die Körpertemperatur der Insekten in hohem Masse von der Intensität der Strahlung beeinflusst sein muss. Eine besondere Bedeutung muss der direkten Sonnenstrahlung beigemessen werden. Insekten, die sich auf einem Standorte zu der Sonnenstrahlung verschieden verhalten, müssen ganz verschiedene Körpertemperaturen haben. Infolge des Wechsels der Strahlungsintensität zu verschiedenen Tageszeiten muss auch die Körpertemperatur der Insekten variieren und hierdurch die Verschiedenheiten in der Aktivität dieser Tiere bestimmen.

In vielen Untersuchungen, die bezüglich der Körpertemperatur in den letzten Jahrzehnten angestellt worden sind, ist die Frage über die temperaturinfluierende Rolle der Strahlung in den Vordergrund gestellt worden (FRANZ 1930, KRÜGER 1931, KRÜGER & DUSPIVA 1933, MAZEK-FIALLA 1940). Es ist hierbei in einer überzeugenden Art klargelegt worden, dass, wenn die Insekten

der Strahlung ausgesetzt sind, ihre Körpertemperatur bald zu einem Grad steigt, der die Temperatur der umgebenden Luft erheblich übersteigt. Gleichzeitig ist nachgewiesen worden, dass die Umstände drausser im Feld sehr kompliziert sind. Dies beruht nicht allein darauf, dass die verschiedenen Strahlungen voneinander abhängig sind und innerhalb nahe aneinander liegender Plätze im Gelände stark variieren, welches von vielen Faktoren bedingt ist (Farbe des Bodens, Struktur, Exposition, die Höhe des Tieres über dem Erdboden, Art der Vegetation u.s.w.), sondern es steht auch damit im Zusammenhang, dass die eigene Bauart des Tieres für seine Temperatur von ausschlaggebender Bedeutung ist.

In letzter Zeit ist auch die Frage geweckt worden, welche Teile des Sonnenlichtes eine temperaturerhöhende Bedeutung im Insektenkörper haben. Jedes Licht, unabhängig von der Wellenlänge, das vom Insektenkörper absorbiert wird, wird in Wärme umgewandelt. RÜCKER (1933 a) hat gezeigt, dass verschieden gefärbte Insektenkörper sehr verschiedene Mengen der Energie des sichtbaren Spektrums absorbieren. So absorbiert z.B. der Chitinpanzer des weisslichen Käfers *Compsus niveus* 25.8 %, und der des dunklen *Silpha obscura* 95.3 % der Energie im sichtbaren Spektrum. KRÜGER (1929, S. 67) hebt indessen hervor, dass bei mittlerer Sonnenhöhe von der gesamten Energie der Sonnenstrahlung 60 % auf den Teil der langwelligen, ultraroten Strahlen fallen, 40 % auf den Teil des sichtbaren Teiles des Spektrums und kaum 1 % auf den Teil des ultravioletten Lichtes. Schwarze Elythra bei den Käfern absorbieren nach den Untersuchungen von RÜCKER (1933 b) den Hauptteil der auf sie fallenden ultraroten Strahlen, während der Rest vom subelythralen Luftraum und dem eigentlichen Körperpanzer absorbiert wird. Den ultraroten Strahlen muss deshalb die grösste Bedeutung bei der Erwärmung der Insekten bei Sonnenstrahlung zugeschrieben werden, und daraus folgt, dass uns die Farbe sehr wenig über die Fähigkeit der Oberfläche sagt, Strahlung zu absorbieren und sie in Wärme zu verwandeln. Dies geht auch deutlich aus den Untersuchungen von DUSPIVA & CERNY (1934) hervor. RÜCKER (1933 a) hebt hervor, dass die Interferenzfarben nicht als Reflexionsschutz dienen, aber dass das Pigment und der subelythrale Luftraum (vgl. FRANZ 1930, S. 175—176) als Schutz gegen eine allzu starke Erwärmung des Tierkörpers bei Bestrahlung dienen können.

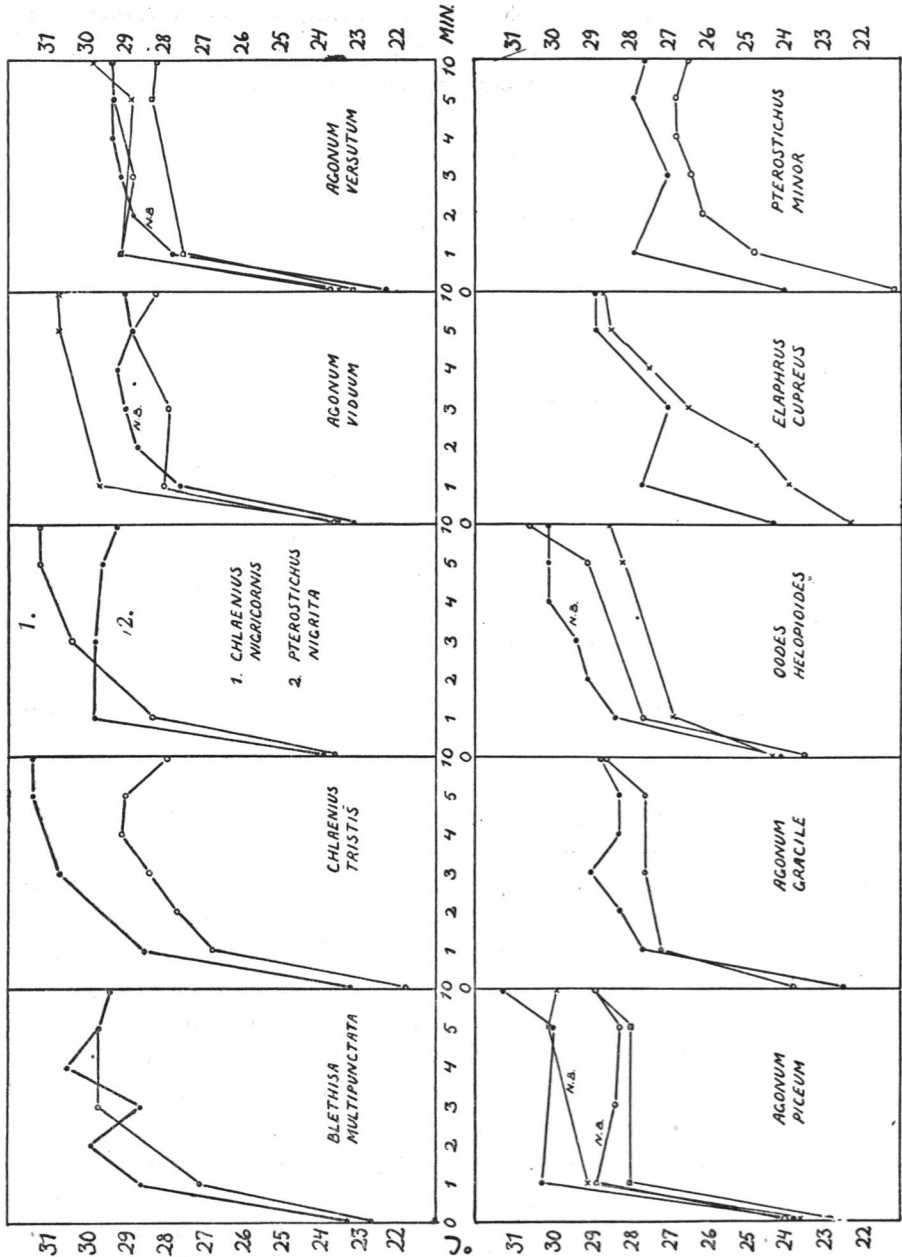
In einem früheren Zusammenhange (S. 100—103) ist hervorgehoben worden, dass die Verteilung der Carabiden innerhalb des Strandgebietes augenscheinlich zum grossen Teil von den Beleuchtungsverhältnissen bestimmt wird. Bezüglich einiger Arten kam ich dabei zu der Schlussfolgerung, dass das Licht wahrscheinlich der Verteilungsbestimmende Faktor ist, während in anderen Fällen die Temperaturverhältnisse wie es scheint das Verhalten der Tiere bedingen. Durch Messung der Körpertemperatur der Tiere bei Sonnenbestrah-

lung habe ich versucht einen Beleg für die Richtigkeit dieser Annahme zu erhalten. Die Carabidenarten sind im Laboratorium in einem Raum, wo die Lufttemperatur im übrigen konstant ist, der direkten Sonnenstrahlung ausgesetzt worden. Irgendeine Möglichkeit zur Messung der Strahlungsintensität hatte ich nicht, aber alle Versuche sind am 10. Juni 1946 von 13—14.30 Uhr angestellt worden, im Laufe welcher Zeit irgendein Wechsel der Intensität der Sonnenstrahlung nicht beobachtet werden konnte, da der Himmel die ganze Zeit klar war. Die erhaltenen Resultate dürften deshalb mit einander völlig zu vergleichen sein.

Diagramm 17 gibt die Resultate dieser Messungen bezüglich 11 Carabidenarten. Die Temperatur der Luft lag bei allen Versuchen in der Umgebung des Versuchstieres zwischen 22.0° und 22.3° . Die Temperatur des Insektes ist zuerst gemessen worden, als nur diffuse Himmelsstrahlung und Rückstrahlung von der weissen, glatten Unterlage als Einwirkung gedacht werden konnten. Danach ist das Versuchstier direkter Sonnenstrahlung für eine Zeit von 10 Minuten ausgesetzt worden. Die Körpertemperatur ist bei einigen Experimenten jede Minute bis zu der fünften gemessen worden, und danach bei Beendigung des Versuches; bei anderen Experimenten ist die Temperatur mit grösseren Zeitinterwallen gemessen worden. Jeder Punkt im Diagramm bedeutet eine Messung der Temperatur. Bei den meisten Versuchen sind die Objekte mit Essigäther betäubt gewesen. Die Kurven, die die Temperaturen bei nicht betäubten Exemplaren angeben (die Tiere haben sich in Ruhe befunden), sind in der Tabelle vermerkt.

Es fällt nun gleich in die Augen, dass die Körpertemperatur bei den Strandcarabiden, wie zu erwarten war, in sehr hohem Grade unter dem Einfluss der direkten Sonnenstrahlung steht. Die Temperatur der Insekten steigt bei den meisten Versuchen schnell und liegt schon nach der Exposition von einer Minute viele Grade über der Temperatur der umgebenden Luft. Bei den meisten Exemplaren steigt die Körpertemperatur unter diesen Umständen bis auf ca $+30^{\circ}$, manchmal ein oder ein Paar Grade darüber, aber öfter liegt die gemessene maximale Temperatur um $+29^{\circ}$ herum. Die maximale Körpertemperatur der Tiere bei diesen Versuchen liegt also ungefähr $7-10^{\circ}$ über der Temperatur der umgebenden Luft.

Bei einigen Versuchen variiert die Temperatur an demselben Exemplar in den verschiedenen Messungen recht ansehnlich. Der Grund hierfür ist wahrscheinlich der, dass, wenigstens in den Fällen, wo die Tiere betäubt gewesen sind, unbedeutende Veränderungen in der Intensität der Sonnenstrahlung vorgekommen sind. Der Himmel war, wie schon gesagt, im Verlaufe der Untersuchungen klar, aber da die Experimente in einer Stadt ausgeführt wurden, ist es möglich, dass z.B. ein dünner Rauchschleier gerade zur Zeit einer Messung die Strahlungsintensität herabgesetzt hat. Der Temperaturwechsel bei



Diagr. 17. Die Körpertemperatur einiger Carabidenarten bei Sonnenstrahlung. Die mit N. B. bezeichneten Kurven zeigen den Temperaturwechsel nicht beatungsfähiger Exemplare. Senkrechte Achse: Die Temperatur. Waagerechte Achse: Die Zeit. Vergl. im übrigen den Text.

lebenden Exemplaren kann womöglich auf Variationen in der Stoffwechselintensität beruhen. Diese Versuche zeigen indessen, wie sehr empfindlich die Temperatur der Käfer den verschiedenen temperaturbestimmenden Faktoren gegenüber reagiert.

Aus der Tabelle geht weiterhin hervor, dass die Exemplare derselben Art hinsichtlich der Körpertemperatur erhebliche individuelle Verschiedenheiten aufweisen können. Dasselbe wird hinsichtlich verschiedener poikilothermer Tiere von FRANZ (1930, S. 169) hervorgehoben. Kleine Variationen in der Intensität der Sonnenstrahlung können natürlich auch hierzu beitragen.

Ein Vergleich zwischen den Körpertemperaturen der verschiedenen Arten muss auf Grund der ansehnlichen individuellen Verschiedenheiten und auf Grund des kleinen Versuchsmateriales unter diesen Umständen recht unsichere Resultate ergeben. Einige Umstände scheinen mir jedoch beachtenswert.

Es ist eine bekannte Tatsache, dass der Chitinpanzer bei vielen typisch heliophilen Insekten, darunter auch Käfern, von glänzenden, grellen Interferenzfarben gekennzeichnet wird, während skotophile Insekten oft eine mattere Farbe haben. Man hat diesen Umstand so auffassen wollen, dass die glänzende Farbe einen Wärmeschutz der heliophilen Insekten ausmachen könne. Wie früher hervorgehoben worden ist, haben die von DUSPIVA & CERNY (1934) und RÜCKER (1933 a) angestellten Untersuchungen diese Vermutung nicht bestätigt. Die Messungen die ich angestellt habe, zeigen auch, dass irgendeine grundsätzliche Verschiedenheit nicht zwischen verschieden gefärbten Strandcarabiden herrscht, wenn sie einer Bestrahlung derselben Intensität ausgesetzt werden. So können z.B. im Diagramm 17 die glänzenden Arten *Blethisa multipunctata* und *Chlaenius nigricornis* mit dem matten *Chlaenius tristis* verglichen werden. Von den Arten *Agonum viduum*, *versutum*, *gracile*, *piceum* und *Oodes helopioides* sind die drei erstgenannten stärker glänzend, als die zwei übrigen. Die Kurven im Diagramm 17 deuten auch an, dass die Körpertemperatur bei den matten, dunklen *Agonum piceum* und *Oodes helopioides* im Durchschnitt etwas höher steigt, als bei den drei glänzenden, schwarzen *Agonum*-Arten. Der Unterschied ist meines Erachtens jedoch so unbedeutend, dass ihm eine ökologische Bedeutung nicht zugemessen werden kann.

Erstaunlich langsam steigt die Körpertemperatur des *Elaphrus cupreus* bei Exposition in der Sonnenstrahlung und ganz besonders die des *Pterostichus minor*.

Diese Messungen sind an betäubten, bzw. in Ruhe befindlichen Tieren angestellt worden. Auf Grund der Untersuchungen, die auf Seite 111 relatiert wurden, muss man annehmen, dass eine rege Aktivität die Temperatur weiterhin um einige Grade erhöht. Wäre die Temperatur der Luft an einem Sommertage über dem Strandgebiete $+22^{\circ}$, so wäre die Körpertemperatur eines auf dem Strande umherlaufenden Laufkäfers wahrscheinlich zwischen $+30$ und $+35^{\circ}$

Nun ist indessen die Lufttemperatur an Sommertagen auf dem Strande oft erheblich höher (vgl. S. 76) und die Intensität der Sonnenstrahlung grösser, als zur Zeit meiner Experimente, weshalb man wohl annehmen kann, dass die Temperatur sonnenexponierter Strandcarabiden oft noch höher steigen könnte. Wie später angeführte Versuche zeigen, scheint indessen die obere Grenze der Temperatur, die die meisten Strandcarabiden bevorzugen, bei ungefähr $+35^{\circ}$ zu liegen. Es ist also augenscheinlich, dass jene Grenze unter diesen Umständen leicht überschritten wird. Der Grund dafür, dass alle im Diagramm 17 aufgenommenen Arten, wie in S. 87 betont wurde, obwohl Tagtiere, mehr oder weniger skotophile Arten sind, dürfte deshalb der sein, dass sie bei Sonnenbestrahlung allzu stark erwärmt würden. Es scheint mir deshalb, als ob ihre Verteilung nach den Beleuchtungsverhältnissen auf dem Strande (vgl. S. 100—103) hauptsächlich vom Temperaturfaktor, und nicht vom Lichtfaktor bedingt würde.

Natürlich darf der Lichtfaktor nicht völlig eliminiert werden. Vorher wurde betont (S. 103), dass *Agonum piceum* innerhalb viel stärker beschatteter Strandteile angetroffen wird, als *Agonum versutum* und *viduum*. Aus dem Diagramm 17 ersieht man, dass die drei Arten bei Sonnenstrahlung im grossen und ganzen gleich stark erwärmt werden. Der Grund des Verhaltens von *A. piceum* kann also nicht der sein, dass er auf stärker beleuchteten Teilen des Strandes stärker erwärmt würde, als die zwei anderen *Agonum*-Arten. Man könnte nun annehmen, dass der Grund seiner Verteilung auf dem Strande entweder der wäre, dass die Grenzen des Temperaturgebietes, das er bevorzugt, tiefer lägen als bei *A. versutum* und *viduum*, oder dass die Art tatsächlich starkes Licht scheut. Hinsichtlich des im übrigen thermophilen Charakters der Art (S. 103) und ihrer schwachen Pigmentierung scheint die spätere Erklärung wahrscheinlicher zu sein. — Unter den ausgeprägt skotophilen Carabiden wurde auch *Pterostichus minor* genannt. Wenn der Temperaturfaktor die Ursache des Verhaltens dieser Art wäre, sollte man erwarten, dass die Art bei Sonnenstrahlung mindestens ebenso viel erwärmt würde, wie die übrigen Strandcarabiden. Dies ist indessen nicht der Fall, weshalb es wahrscheinlich ist, dass der Lichtfaktor der entscheidende ist für die Verteilung dieser Art auf dem Strande.

Auf Seite 100 wurde betont, dass *Chlaenius tristis* oft auf der Bodenfläche herumlaufend in dem intensivsten Sonnenschein des Hochsommers gesehen wird. Man sieht nun ein, dass seine Körpertemperatur hierbei sehr hoch werden muss, sicherlich über $+35^{\circ}$. Es muss indessen beachtet werden, was früher, im Zusammenhange mit der Behandlung über die Abhängigkeit dieser Art von dem Temperaturfaktor hervorging. Ihr Temperaturpräferendum ebenso wie ihr oberer Reaktionspunkt liegen erheblich höher als bei allen anderen untersuchten Strandcarabiden. Die Grenzen für die fixierte Temperaturregion dieser thermophilen Art liegen scheinbar höher, als bei den übrigen Arten.

E. Die Einwirkung der Transpiration auf die Körpertemperatur.

Vorher wurde betont, dass die Körpertemperatur der Strandcarabiden, wenn alle störenden Einwirkungen eliminiert werden, bei einer Temperatur von $+20^{\circ}$ ziemlich gut mit der der umgebenden Luft übereinstimmt, obwohl bei den Insekten in den meisten Fällen eine unbedeutende Übertemperatur beobachtet werden kann. Wenn nun die Temperatur der umgebenden Luft erhöht wird, die Verhältnisse jedoch im übrigen dieselben bleiben, indem störende Momente ausgeschlossen werden, könnte man erwarten, dass die Körpertemperatur der Insekten in einer mit der Temperatur der Umgebung übereinstimmenden Art steigen würde. Bei höherer Temperatur muss inzwischen ein neuer temperaturbestimmender Faktor sich immer mehr merkbar machen, nämlich die Transpiration. Wenn die Temperatur der umgebenden Luft steigt, sinkt gleichzeitig ihre relative Feuchtigkeit, welches wieder eine erhöhte Transpiration des Versuchstieres bewirkt. Die Transpiration verursacht bekanntlich eine Senkung der Temperatur des transpirierenden Körpers.

Um zu erforschen, wie die Transpiration auf die Körpertemperatur der Strandcarabiden einwirkt, habe ich eine grössere Anzahl Versuche mit 10 verschiedenen Arten angestellt. Die Methode ist bei diesen Experimenten folgende gewesen: Das Versuchstier ist in üblicher Weise an einer Unterlage fixiert, die Thermonadel in den Enddarm eingesteckt, wonach das Versuchstier in ein offenes Reagenzglas eingeschlossen worden ist, das zum grössten Teil in ein Wasserbad gesenkt wurde. Die Temperatur des Wasserbades war zu Anfang des Versuches c:a $+20^{\circ}$. Als die Luft, die im Reagenzglas das Versuchstier umgibt, konstant geworden war und die Temperatur des Wasserbades angenommen hatte, ist die Temperatur des Versuchstieres gemessen worden. Danach wurde die Temperatur des Wasserbades langsam erhöht (durch einen motorgetriebenen rotierenden Propeller am Boden des Thermostates ist das Wasser effektiv gemischt worden); der Temperaturanstieg betrug bei den meisten Versuchen c:a 2.5° pro 5 Minuten. Mit Interwallen von 5 Minuten ist nun die Temperatur des Versuchstieres und der Luft, die das Versuchstier umgibt, gemessen worden. Zu Anfang der Versuche ist die relative Feuchtigkeit der Luft in dem Reagenzglas 70 % gewesen, und im Laufe des Versuches ist sie selbstverständlich bei steigender Temperatur gesunken, gewöhnlicherweise bis c:a 50 %. Bei diesen Versuchen muss die Transpiration des Insektenkörpers bei steigender Temperatur steigen. Als Vergleich sind in mit Feuchtigkeit gesättigter Luft, aber im übrigen unter gleichen Umständen, Versuche angestellt worden. In einem mit Feuchtigkeit gesättigten Luftraum kann eine Transpiration vom Insektenkörper nicht stattfinden, falls die Temperatur des Insektes nicht höher ist, als die der Luft. Alle diese Versuche sind in einem

schwach beleuchteten Raum angestellt worden, weshalb alle Strahlung, ausser der vom Wasser ausgehenden, dunklen Wärmestrahlung in der Hauptsache als eliminiert gedacht werden muss. Die Versuchstiere bleiben unbewegt, bis ihre Körpertemperatur bis c:a $+35^{\circ}$ steigt.

	Luft-temp.	Körper-temp.	
0 min.	19.5	20.5	
5 »	20.0	20.8	
10 »	21.5	22.0	
15 »	24.2	24.0	
20 »	26.8	26.2	
25 »	29.1	27.8	
30 »	31.2	29.5	
35 »	33.3	31.4	
40 »	35.2	32.8	
43 »	36.2	33.9	
45 »	37.2	34.6	
50 »	39.0	36.0	Sehr unruhig
55 »	40.6	37.6	» »
60 »	42.3	38.9	» »
65 »	44.0	40.5	Wärmestarre
70 »	45.5	42.3	

Tabelle 32. Die Körpertemperatur bei *Agonum fuliginosum* bei steigender Temperatur der umgebenden Luft. Die Luft ist nicht mit Feuchtigkeit gesättigt.

Tabelle 32 zeigt, wie die Temperatur eines Exemplares der Art *Agonum fuliginosum* sich verhält, wenn die Temperatur der umgebenden, nicht mit Feuchtigkeit gesättigten Luft allmählich erhöht wird. Zu Anfang des Versuches liegt die Temperatur des Tieres 1° über derjenigen der umgebenden Luft. Wenn die Lufttemperatur steigt, steigt auch die Temperatur des Tieres. Wie man sieht, steigt jedoch die Temperatur des Tieres langsamer, als die der Luft, was zur Folge hat, dass die Temperatur des Tieres bald, bei c:a $+24^{\circ}$ unter die der Luft sinkt. Je weiter die Erwärmung fortschreitet, umso grösser wird die Temperaturdifferenz zwischen dem Tiere und der umgebenden Luft. Bei einer Eigentemperatur von $+36^{\circ}$ wird das Tier aufgeregt und beginnt mit einer regen Bewegung der Extremitäten. Wenn die Temperatur des Tieres auf c:a $+40^{\circ}$ gestiegen ist, tritt die Wärmeparalyse ein. Wenn das Versuchstier nun fortgenommen wird, erwacht es nach einiger Zeit zum Leben, aber wenn es in dieser hohen Temperatur gehalten wird oder wenn die Temperatur weiter zunimmt, stirbt es. Beim Eintreten der Wärmeparalyse ist die Temperatur der Luft bis auf $+44^{\circ}$ gestiegen.

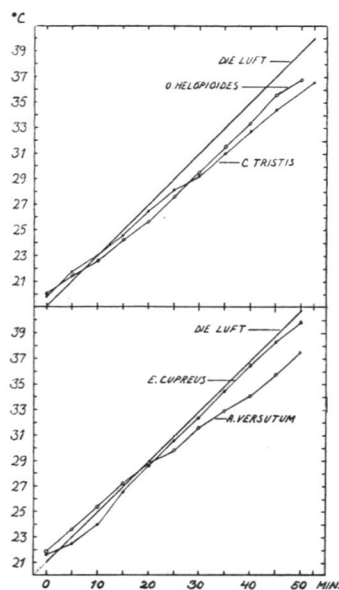
Diese Messungsserie an *Agonum fuliginosum* ist, wie meine Erfahrung im Laufe der Versuche gezeigt hat, sehr repräsentativ und kann als Musterbei-

spiel für die Ergebnisse dienen, die durch die unter ähnlichen Bedingungen angestellten Experimente mit anderen Carabidenarten gewonnen worden sind. Im Prinzip stimmen sie alle mit dem obengenannten Ergebnis überein. Die Übertemperatur des Tieres zu Anfang des Versuches variiert selbstverständlich. In einigen Versuchen sind die Tiere zu Anfang kälter gewesen als die umgebende Luft, und in solchen Fällen liegt die Temperatur des Tieres während des ganzen Experimentes unterhalb der der Luft wobei die Temperaturdifferenz im Verlaufe des Versuches immer grösser wird. Der Temperaturgrad, bei dem die zu Anfang wärmeren Tiere kälter werden, als die Luft, variiert auch etwas bei verschiedenen Arten und verschiedenen Exemplaren derselben Art, aber er liegt in allen Versuchen zwischen $+21$ und $+27.5^{\circ}$. Ebenso variiert der Wärmegrad, bei dem Wärmestarre bei den Tieren eintritt, sogar bei verschiedenen Exemplaren derselben Art mit bis zu 3° .

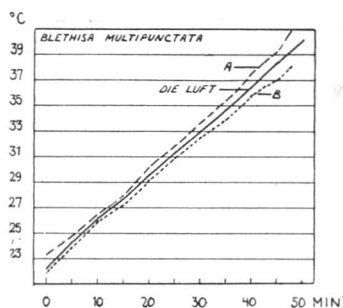
Diagramm 18 zeigt die Ergebnisse von unter ähnlichen Umständen ausgeführten Versuchen mit 4 weiteren Carabidenarten. Kompletierende Versuche mit anderen Exemplaren dieser Arten und mit 5 anderen Arten haben völlig übereinstimmende Resultate ergeben.

Die Experimente, die mit denselben Arten unter im übrigen gleichen Bedingungen angestellt worden sind, aber in mit Feuchtigkeit gesättigter Luft, haben, wie zu erwarten war, zu gänzlich anderen Ergebnissen geführt. Hierüber geben die Diagramme 19 und 20 Bescheid. Diese Diagramme veranschaulichen, wie sich die Körpertemperatur bei steigender äusserer Temperatur bei zwei Exemplaren von *Blethisa multipunctata* und gleichfalls zwei von *Agonum versutum* verhält, wobei das eine Exemplar in mit Feuchtigkeit gesättigter Luft gehalten wurde, das andere in ungesättigter Luft. Die Körpertemperatur bei den Exemplaren, die sich in mit Feuchtigkeit gesättigter Luft befinden, liegt während der ganzen Versuchszeit etwas über der Temperatur der umgebenden Luft. Ähnliche Ergebnisse wurden bei Versuchen mit anderen Carabidenarten erhalten.

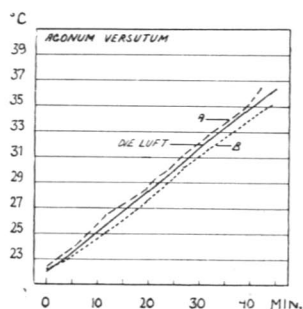
Der Grund dieser Verschiedenheit der Körpertemperatur bei Tieren in mit Feuchtigkeit gesättigter und ungesättigter Luft ist ja ziemlich deutlich. Im späteren Falle können die Tiere transpirieren, wodurch sie abgekühlt



Diagr. 18. Die Körpertemperatur einiger Carabidenarten bei steigender Temperatur der umgebenden, nicht mit Feuchtigkeit gesättigten Luft. Senkrechte Achse: Die Temperatur. Waagrechte Achse: Die Zeit.



Diagr. 19. Die Körpertemperatur von *Blethisa multipunctata* bei steigender Temperatur der umgebenden, mit Feuchtigkeit gesättigten (A), und nicht mit Feuchtigkeit gesättigten (B) Luft.



Diagr. 20. Die Körpertemperatur von *Agonum versutum* bei steigender Temperatur der umgebenden, mit Feuchtigkeit gesättigten (A), und nicht mit Feuchtigkeit gesättigten (B) Luft.

werden, im ersteren Falle können sie es nicht, oder sie können es jedenfalls nur in geringem Grade. Dass die Temperaturkurve des Tieres in nicht mit Feuchtigkeit gesättigter Luft immer weiter von der der Luft entfernt wird, muss von der bei steigender Temperatur immer stärkeren Transpiration abhängen.

Zu hiermit übereinstimmenden Ergebnissen sind auch andere Forscher bei Messungen der Körpertemperatur der Insekten in trockener und in feuchter Luft gekommen. BODENHEIMER (1929) hat gezeigt dass die Temperatur bei *Schistocerca gregaria* bei ca. +40° in trockener Luft 3—4° niedriger war, als in feuchter. Messungen von MELLANBY (1932) und KOIDSUMI (1935) (von GUNN 1942 zitiert) haben dasselbe gezeigt. GUNN (1942) hat dieses Problem zur Behandlung aufgenommen und betont, dass kein Zweifel darüber herrschen kann, inwiefern die Temperatur bei Insekten durch Transpiration gesenkt werden kann. Dies ist ohne Zweifel von grosser Bedeutung, wenn sich die Tiere in einer Umgebung mit hohem Wärmegrad befinden, wo die Gefahr einer Überhitzung vorliegt. Die Frage ist nun, ob der Grund dieser Temperatursenkung nur in physikalischen Gesetzen zu suchen ist, oder ob man eine von den lebenden Tieren ausgeführte biologische Wärmeregulation bei höheren Temperaturen vermuten kann, um eine allzu starke Erwärmung zu verhindern. Für die erste Alternative spricht ja die Tatsache, dass, wie GUNN (op.c. S. 298) betont und KOIDSUMI (1935) und RAMSAY (1935) gezeigt haben, die Temperatursenkung in trockener Luft bei höherem Wärmegrad im grossen und ganzen bei toten Tieren gleichartig geschieht. Sogar ein lebloser Gegenstand, z.B. ein feuchtes Stück Watte, verhält sich ähnlich. Ich habe auch selbst vergleichende Versuche mit toten und lebenden Exemplaren von Carabiden angestellt und habe gefunden, dass die Temperaturniedrigung bei

	Lufttemperatur	Körpertemperatur	
		lebend	tot
0 Min.	22.8	23.4	22.9
5 »	23.2	23.4	23.2
10 »	25.0	24.5	24.6
15 »	26.7	26.0	26.2
20 »	28.3	28.0	28.1
25 »	30.5	30.3	30.4

Tabelle 33. Die Körpertemperatur bei einem lebenden und einem toten Exemplar von *Agonum viduum* wenn die Temperatur der umgebenden, nicht mit Feuchtigkeit gesättigten Luft steigt.

beiden Exemplaren ungefähr in ähnlicher Weise vor sich geht (Tabelle 33). GUNN (1934, 1935) hat inzwischen gezeigt, dass die Transpiration gewisser Blattiden mit steigender Temperatur nicht proportionell steigt. Ab c:a + 30° steigt die Transpiration verhältnismässig viel mehr, als die Temperatur der Umgebung. Der Grund hierfür liegt wahrscheinlich darin, dass eine dünne Lipidschicht ausserhalb der Cuticula bei dieser Temperatur schmilzt (RAMSAY 1935), wodurch die Permeabilität für Wasser steigt. Man könnte annehmen, dass dieses Lipoidhäutchen die Funktion hätte, Wasser bei höherer Temperatur verdunsten zu lassen, um der Erhitzung entgegenzuwirken. Die Temperatur, bei der das Lipoidhäutchen schmilzt, könnte ja die obere Grenze der Vorzugstemperatur der Art bezeichnen. Andere Insekten sind indessen bezüglich dieses Umstandes nicht untersucht worden. Dies ist auch kein Beweis für eine tatsächliche biologische Wärmeregulation. GUNN (1942, S. 300) betont auch: »Apart, however, from the case of the cockroach dealt with above, there appears to be no evidence in favour of biological regulation of body temperature in insects by evaporation of water«.

BODENHEIMER (1934, S. 150) hebt auch hervor: »Eine biologische Temperaturregulation, wie z.B. Herabsetzung der Körperwärme durch plötzliche Verdunstung findet nicht statt«.

NECHELES (1924), der auch bei Messungen (mit Quecksilberthermometern) an *Periplaneta orientalis* eine relative Senkung der Körpertemperatur bei höheren Temperaturen in trockener Luft festgestellt hat, hat zugleich beobachtet, dass das Versuchstier bisweilen pumpende Bewegungen mit dem Abdomen ausführt. Er hebt hervor (op. c. S. 80): »Dass eine derartige Temperaturregulation zentralnervös bedingt sein kann, liegt nahe . . .« und »Diese Annahme einer nervösen Regulation muss aber durch weitere spezielle Untersuchungen geklärt werden«.

Im Verlaufe der oben angeführten Versuche beobachtete ich indessen, dass, wenn eine Messung bei höherer Temperatur gerade in dem Augenblicke ange-

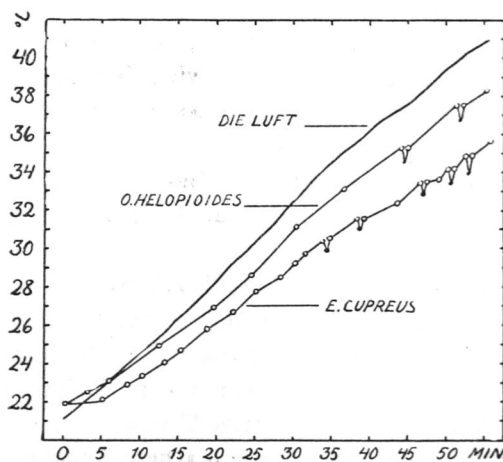
stellt wurde, wenn ein Tier sich unruhig bewegte, der empfindliche Galvanometerspiegel heftig hin und her schwankte und eine kurze, aber oft auffallend grosse Temperatursenkung registrierte. Dieses habe ich bei folgenden Arten beobachtet:

Elaphrus cupreus
Blethisa multipunctata
Oodes helopioides
Chlaenius tristis

Pterostichus nigrita
 — minor
Agonum viduum
 — versutum
 — fuliginosum

Ich begann dann eine nähere Erforschung der Umstände durch Messung der Temperatur des Tieres mit kurzen Intervallen in den Augenblicken, wo sie lebhaft Aktivität aufwiesen. Diese Messungen gaben ein interessantes Resultat, das in Diagramm 21 und 22 veranschaulicht wird.

Die Versuchsbedingungen waren dieselben, wie in den früher relatierten Versuchen; die Luft ist also nicht mit Feuchtigkeit gesättigt. In dem Versuche, der im Diagramm 22 veranschaulicht wird, habe ich, um die Aktivität des Tieres zu steigern, mit kurzen Intervallen das Tier mit einer dünnen Nadel gereizt, und die Temperatur in dem Augenblicke gemessen, wenn das Tier auf Grund des Reizes anfängt, sich zu bewegen und auch, wenn es spontane Bewegung bei höherer Temperatur aufweist. Jeder Punkt in den Kurven bedeutet eine Messung, die runden Ringe, wenn das Tier in Ruhe verharrete, die gefüllten Punkte, wenn Aktivität herrschte. Es stellt sich nun heraus, dass



Diagr. 21. Die Körpertemperatur von *Oodes helopioides* und *Elaphrus cupreus* bei steigender Temperatur der nicht mit Feuchtigkeit gesättigten Luft. Jeder Ring bedeutet eine Messung, die leeren bei Ruhe, die gefüllten bei Aktivität des Versuchstieres.

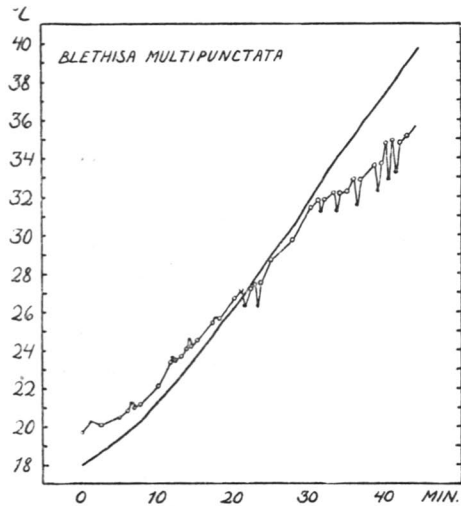
eine Aktivität bei niedrigeren Temperaturen eine unbedeutende Temperaturerhöhung verursacht. Von dem Punkte an, bei dem die eigene Temperatur des Tieres unter die der Luft sinkt, bringt indessen jede Bewegung eine Temperatursenkung zustande, die immer grösser wird je höher die Temperatur steigt. Gibt man nun auf das Versuchstier acht, sieht man, dass eine wesentliche Verschiedenheit in der Aktivitätsweise bei niedriger und bei hoher Temperatur herrscht. Bei niedriger Temperatur bewegt das Tier nur die Extremitäten und den Kopf, aber bei höheren Tem-

peraturen, wenn das Tier kälter ist, als die umgebende Luft, sieht man deutlich, dass es nicht nur Extremitäten und Kopf bewegt, sondern auch die Deckflügel zu heben versucht und mit dem Abdomen deutlich pumpende Bewegungen ausführt. Bei jeder solchen Bewegung kann also eine deutliche Temperatursenkung registriert werden.

Wenn man unter diesen Umständen auf das Verhalten des Tieres bei höherer Temperatur achtgibt, erhält man unwillkürlich den Eindruck, dass es durch seine Abdominalbewegungen versucht, die Öffnungen der Stigmen aktiv zu vergrößern und auch auf irgendeine Art, die Transpiration aktiv zu steigern. Die auffallend grosse, aber kurzandauernde Temperatursenkung deutet darauf, dass dies der Fall ist. Irgendeine andere Erklärung für die Temperatursenkung kann ich jedenfalls nicht finden. Die Temperatursteigerung bei Bewegung in niedrigerer Temperatur ist nach allem zu urteilen von dem lebhafteren Stoffwechsel bedingt.

Diese Beobachtungen sprechen für den Umstand, dass diese *Strandcarabiden* tatsächlich das Vermögen einer aktiven biologischen Wärmeregulation haben, wenn die Luft bei höherer Temperatur nicht mit Feuchtigkeit gesättigt ist.

Es ist ferner recht interessant, festzustellen, dass die Temperaturkurve der Versuchstiere in Aktivität bei ungefähr dem Wärmegrad eine sinkende Tendenz aufweist, wenn die eigene Temperatur des Tieres unter die der Luft sinkt. Dieses ist zwar nicht bei allen Experimenten der Fall gewesen, denn bei einigen liegt die Temperatur des Versuchstieres die ganze Zeit unter der der Luft. Indessen wäre die hypothetische Annahme vielleicht berechtigt, dass dieser Punkt im Leben der Insekten eine grosse Rolle spielt; vielleicht könnte er mit der Vorzugstemperatur der Insekten im Zusammenhange stehen und die ungefähre obere Grenze derselben bezeichnen. Bei Wärmegraden oberhalb dieses Punktes würden so die Tiere aktiv erstreben, durch die Transpiration eine Senkung der Körpertemperatur zustandezubringen. Dieser Punkt liegt indessen bei verschiedenen Exemplaren derselben Art auf recht variierender Höhe. Dieses geht aus der Tabelle 34 hervor, wo jedoch die Exemplare, deren



Diagr. 22. Die Körpertemperatur von *Blethisa multipunctata* bei steigender Temperatur der umgebenden, nicht mit Feuchtigkeit gesättigten Luft (ausgezogene Linie). Jeder Ring bedeutet eine Messung, die leeren bei Ruhe, die gefüllten bei Aktivität des Versuchstieres.

Temperatur von Anfang des Versuches unter der der Luft gelegen hat, nicht mit in Betracht genommen worden sind.

<i>Blethisa multipunctata</i> ..	21	22.5	23.5	24	26	26.5
<i>Elaphrus cupreus</i>	22	23.5	24.5	24.0		
<i>Chlaenius tristis</i>	22.5					
<i>Oodes helopioides</i>	22	22.8	23			
<i>Agonum versutum</i>	23	23	26	26.5	27.5	
— <i>viduum</i>	21	21	24			
— <i>fuliginosum</i>	22.5					
<i>Pterostichus minor</i>	20	20.5	21			

Tabelle 34. Der Wärmegrad, bei dem die Körpertemperatur des Tieres unter die Temperatur der Umgebung sinkt.

Blethisa multipunctata und *Agonum versutum* hatten bei den Versuchen in der Temperaturorgel (S. 94) ein Präferendum zwischen $+21$ und $+24^{\circ}$, aber ein recht grosser Teil der Tiere sammelte sich auch in der Zone zwischen $+24$ und $+27^{\circ}$ an. *Oodes helopioides*, *Agonum viduum* und *Elaphrus cupreus* schienen nach den Orgelversuchen zu urteilen eine tiefere Vorzugstemperatur zu haben. Eine gewisse Übereinstimmung mit den Resultaten in Tabelle 34 scheint also betreffend dieser Arten vorzuliegen. *Chlaenius tristis* hatte dagegen eine sehr hohe Vorzugstemperatur, welches mit dem einzigen in der Tabelle 34 registrierten Versuch nicht übereinstimmt. *Pterostichus minor* ist nicht in der Temperaturorgel geprüft worden, aber ich habe betont, dass er stets in den Büscheln und im Bodensubstrate angetroffen wird, wo die Temperatur nie besonders hohe Werte annimmt. Man kann deshalb vermuten, dass die Vorzugstemperatur der Art verhältnismässig niedrig liegt. Ihre Temperatur sinkt auch bei einer verhältnismässig niedrigen Temperatur unter die der umgebenden Luft.

Wie früher hervorgehoben, werden die Strandcarabiden, wenn ihre Temperatur auf c:a $+34$ — 35° gestiegen ist, auffallend aufgeregt, welches dadurch zum Ausdruck kommt, dass sie mit Extremitäten, Kopf und Abdomen heftige Bewegungen ausführen. Es scheint offenbar zu sein, dass sie bei dieser Temperatur die obere Grenze der von ihnen ertragbaren Temperaturregion erreicht haben. Wärmestarre tritt bei den in dieser Hinsicht untersuchten Arten *Blethisa multipunctata*, *Elaphrus cupreus*, *Agonum viduum*, *A. versutum* und *Oodes helopioides* bei einer Körpertemperatur zwischen $+39^{\circ}$ und $+42^{\circ}$ ein, welches gut mit den Resultaten früher angestellter Untersuchungen (S. 91) übereinstimmt. *Chlaenius tristis*, bei dem erst bei einer äusseren Temperatur von circa $+50^{\circ}$ Wärmestarre eintrat, habe ich hinsichtlich der Körpertemperatur bei eintretender Wärmestarre nicht kontrollieren können, da es nicht möglich war, ein genügend grosses Material zur Zeit der Messungen einzusammeln.

F. *Wie die Körpertemperatur zur Klarlegung der Verteilung der Tiere innerhalb des Standortes beitragen könnte.*

Wie ich früher hervorgehoben habe, muss man annehmen, dass jede Insektenart eine bestimmte Temperaturregion zu ihrer Verfügung hat, deren obere und untere Grenze die Aktivität der Art begrenzt. Die Art muss sich also ihrem Milieu so anpassen, dass ihre Körpertemperatur während möglichst langer Zeit innerhalb dieser Grenzen fällt. Diese Grenzen sind selbstverständlich nicht absolut fixiert. Es ist offenbar, dass sie während verschiedener Jahreszeiten variieren. Ich habe wahrgenommen, dass viele Carabiden, bei denen im Sommer die bei etwa $+15^{\circ}$ Starre eintritt, im Spätherbst und im Frühling bei erheblich niedrigerer Temperatur (vgl. S. 144) noch aktiv sind. Es scheint deshalb als ob aktive Temperaturregion vieler Insektenarten im Laufe des Jahres erheblich verschoben würde, je nach der allgemeinen Temperatur während verschiedener Jahreszeiten. Es ist deshalb nicht möglich, die Körpertemperatur jeder Art an den Grenzen ihres Aktivitätsgebietes zu bestimmen. Meine Untersuchungen haben jedoch ergeben, dass die meisten Strandcarabiden im Sommer bei einer Eigentemperatur von $+14$ — 15° auffallend träge Bewegungen aufweisen, aber wieder starke Unruhe bei einer Eigentemperatur von $+34$ — 35° . Man dürfte deshalb diese Wärmegrade als ungefähre Temperaturgrenzen der Aktivitätsgebiete der Strandcarabiden während des Sommers ansehen.

Dieses aktive Temperaturgebiet liegt somit für die meisten Strandcarabiden recht hoch. Diese Thermophilie widerspiegelt sich in der Verteilung der Tiere auf dem Strandgebiete im Vorsommer und im Herbst (S. 83—88), wenn sie die Strandteile aufsuchen, wo die Temperatur zu der wärmsten Tageszeit über $+13$ — 14° liegt. Der Grund dafür, dass die Carabiden zu dieser Jahreszeit nur am Tage eine Aktivität aufweisen, ist leicht zu verstehen. In der Nacht muss ihre Körpertemperatur unter die unteren Grenze ihres aktiven Temperaturgebietes sinken. Später im Sommer, wenn die Körpertemperatur der Tiere unter allen Umständen über $+15^{\circ}$ liegt, ist eine Aktivität auch in der Nacht festzustellen. Den Grund dafür, dass die meisten Strandcarabiden, obwohl sie Tagtiere sind, sich am meisten im Bodensubstrat aufhalten, kann man auch leicht verstehen, wenn man in Betracht zieht, was früher über die Untersuchungen ihrer Körpertemperatur angeführt worden ist. Die Tiere leben auf dem feuchten Strande in einer fast immer mit Feuchtigkeit gesättigten Atmosphäre. Eine Senkung der Temperatur durch Transpiration kann augenscheinlich nicht in nennenswertem Grade vorkommen (vgl. S. 67). Wenn die Tiere nun einer Sonnenstrahlung ausgesetzt wären, würde ihre Körpertemperatur über die obere Grenze des Temperaturgebietes steigen, das sie vertragen. Indessen kann man, wie ich schon früher betont habe, sogar an den heissesten Vorsommertagen einzelne skotophil betonte Strandcarabiden für eine kürzere Zeit

auf der sonnenbestrahlten Fläche des Strandes herumlaufen sehen. *Chlaenius tristis* tritt während längerer Zeiten auf stark sonnenbestrahlten Strandteilen regelmässig auf. Unter diesen Umständen kommen die Tiere sicher in Verbindung mit trockenerer Luft, wobei eine Transpiration stattfinden kann, die der Temperatursteigerung entgegenwirkt. Vielleicht kann die aktive Wärmeregulation, die ich bei den Strandcarabiden zu finden geglaubt habe, als ein wirksamer Faktor eintreten, wenn die Tiere bei hoher Temperatur auf dem Strandgebiete in Aktivität sind. Dies ermöglicht ein Auftreten für kürzere Zeit in nicht mit Feuchtigkeit gesättigter Luft auf stark sonnenbestrahlten Teilen des Strandes. Dass sich die wenigen ausgeprägt heliophilen Arten während längerer Zeiten in einer sehr warmen Umgebung aufhalten können, ist vielleicht auch hierdurch erklärlich.

K a p. VI

Die Entwicklung der Strandcarabiden.

Es ist mir leider nicht vergönnt gewesen, eine befriedigende Aufmerksamkeit der Entwicklung der Strandinsekten zu widmen. Die Zeit hat ein näheres Studium nur einer einzigen Insektengruppe in dieser Beziehung gestattet. Ich habe hierzu die Käferfamilie *Carabidae* gewählt, weil viele zu dieser Familie gehörenden Arten in der Insektenfauna der Ufer einen markanten Einschlag darstellen, und weil in dieser Abhandlung die grösste Aufmerksamkeit ihrer Ökologie gewidmet worden ist. Über die Entwicklung dieser Käfer sind wir auch verhältnismässig gut unterrichtet, vor allem durch die Arbeiten von LARSSON (1939, 1941) und LINDROTH (1945).

Die Strandcarabiden sind ein markanter Einschlag in der Fauna der Bodenschicht nur im Vorsommer- und Spätsommeraspekt. Im Frühling, Hochsommer und Herbst sind die Insektenbestände der Ufer sehr arm an Carabiden. Tabelle 35, die auf Beobachtungen in den Jahren 1937—1945 basiert, schliesst alle innerhalb der Strandgebiete vorkommenden Carabidenarten ein, mit Ausnahme ganz zufälliger, nur einzelne Male angetroffener Arten. In der zwei Kolumnen wird die Jahreszeit angegeben, zu der Individuen des Frühling—Vorsommerbestandes und Spätsommer—Herbstbestandes innerhalb der Strandgebiete angetroffen worden sind. Das Datum innerhalb der Klammern ist der Zeitpunkt, an dem das erste Exemplar des betreffenden Bestandes beobachtet worden ist. Ein näheres Studium der Tabelle zeigt, dass der Zeitpunkt des ersten Auftretens und Verschwindens der verschiedenen Arten recht variierend ist.

Ausser dieser Verschiedenheit im Zeitpunkt des Auftretens des Vorsommer- und Spätsommerbestandes kann auch festgestellt werden, dass die Arten sich

	Vorsommerbestand	Spätsommerbestand
<i>Carabus clathratus</i>	Juni (13. 6. 37)	August (21. 8. 38)
<i>Notiophilus palustris</i> ..	Anfang Mai (7. 5. 44)	
<i>Blethisa multipunctata</i> ..	Mitte Mai—Anfang August (15. 5. 37)	Anfang August—Mitte September (2. 8. 37)
<i>Elaphrus cupreus</i>	Mitte Mai—Mitte August (15. 5. 37)	Ende Juli—Mitte September (27. 7. 45)
— <i>riparius</i>	Anfang Juni—Mitte August (6. 6. 38)	August (15. 8. 38)
<i>Loricera pilicornis</i>	Anfang Juni—Mitte August (11. 6. 45)	
<i>Clivina fossor</i>	Anfang Juni—Mitte Juli (11. 6. 45)	
<i>Dyschirius globosus</i>	Anfang Juni—Ende Juli (13. 6. 37)	
— <i>Lüdersi</i>	Ende Mai—Ende Juli (29. 5. 44)	
<i>Bembidion lampros</i>	Juni (9. 6. 45)	
— <i>dentellum</i>	Mitte Mai—Ende Juli (28. 5. 44)	Mitte August—Mitte September (14. 8. 37)
— <i>obliquum</i>	Mitte Mai—Anfang August (15. 5. 37)	Ende August—Mitte September (21. 8. 37)
— <i>rupestre</i>	Anfang Mai (7. 5. 44)	
— <i>gilvipes</i>	»	
— <i>Doris</i>	Anfang Mai—Anfang August (6. 5. 44)	Mitte August—Dezember (14. 8. 37)
— <i>biguttatum</i>	Anfang Mai (6. 5. 44)	
— <i>unicolor</i>	»	
— <i>guttula</i>	Anfang Juni—Anfang August (3. 6. 44)	Mitte August—Dezember (14. 8. 37)
<i>Panagaeus crux major</i> ..	Juni (12. 6. 38)	August (21. 8. 38)
<i>Chlaenius tristis</i>	Anfang Juni—Anfang August (2. 6. 44)	Anfang August—Mitte September (2. 8. 37)
— <i>nigricornis</i>	Mitte Mai—Ende Juni (15. 5. 37)	Mitte August—Mitte September (14. 8. 38)
<i>Oodes helopioides</i>	Mitte Mai—Ende Juli (15. 5. 37)	Mitte August—Mitte September (15. 8. 45)
<i>Badister dilatatus</i>	Anfang Juni—Ende Juli (6. 6. 44)	Mitte August—Mitte September (20. 8. 38)
— <i>peltatus</i>	Juni (13. 6. 38)	Mitte August—Mitte September (20. 8. 38)
<i>Acupalpus exiguus</i>	Juni (9. 6. 45)	
<i>Trichocellus placidus</i> ..	Anfang Mai (8. 5. 44)	
<i>Amara brunnea</i>	»	
— <i>communis</i>	»	

	Vorsommerbestand	Spätsommerbestand
<i>Pterostichus coerulescens</i>	Anfang Mai—Ende Juni (7. 5. 44)	
— <i>nigrita</i>	Mitte Mai—Ende Juli (15. 5. 37)	Mitte August—Mitte September (16. 8. 45)
— <i>vernalis</i>	Juni (23. 6. 45)	August (21. 8. 45)
— <i>gracilis</i>	Juni (7. 6. 37)	August (13. 8. 37)
— <i>minor</i>	Mitte Mai—Anfang August (15. 5. 37)	Mitte August—Mitte September (21. 8. 45)
— <i>strenuus</i>	Anfang Mai—Anfang Juli (6. 5. 44)	Dezember (6. 12. 44)
— <i>diligens</i>	Anfang Mai—Ende Juli (7. 5. 44)	Ende August—Dezember (26. 8. 38)
<i>Agonum versutum</i>	Mitte Mai—Anfang August (15. 5. 37)	Ende Juli—Mitte September (28. 7. 45)
— <i>viduum</i>	Mitte Mai—Anfang August (15. 5. 37)	Mitte August—Mitte September (15. 8. 45)
— <i>obscurum</i>	Mitte Juni—Anfang August (23. 6. 45)	
— <i>fuliginosum</i>	Anfang Juni—Ende Juli (2. 6. 44)	Mitte August—Dezember (20. 8. 38)
— <i>piceum</i>	Ende Mai—Mitte Juli (28. 5. 44)	Mitte August—Mitte September (14. 8. 37)
— <i>gracile</i>	Ende Mai—Mitte Juli (28. 5. 44)	Mitte August—Mitte September (14. 8. 37)
— <i>Thoreyi</i>	Ende Mai—Ende Juli (27. 5. 44)	Mitte August—Mitte September (15. 8. 45)
<i>Lebia chlorocephala</i> ...	Anfang Mai (8. 5. 44)	
<i>Dromius sigma</i>	Anfang Mai—Anfang Juli (8. 5. 44)	

Tabelle 35. Das jahreszeitliche Auftreten der Strandcarabiden.

bezüglich der Grösse der beiden Bestände unterscheiden. Zwischen folgenden Gruppen kann unterschieden werden:

1. Arten mit ungefähr gleich grossen Vorsommer- und Spätsommerbeständen.

Blethisa multipunctata
Bembidion obliquum
 — *Doris*
Chlaenius tristis
 — *nigricornis*

Agonum Thoreyi
 — *versutum*
 — *viduum*
 — *fuliginosum*
 — *piceum*
 — *gracile*

2. Arten, bei denen der Vorsommerbestand erheblich grösser ist als der Spätsommerbestand.

<i>Carabus clathratus</i>	<i>Pterostichus nigrita</i>
<i>Elaphrus cupreus</i>	— <i>vernalis</i>
— <i>riparius</i>	— <i>gracilis</i>
<i>Bembidion dentellum</i>	— <i>minor</i>
— <i>guttula</i>	— <i>diligens</i>
<i>Panagaeus crux major</i>	— <i>strenuus</i>
<i>Oodes helopioides</i>	

3. Arten, bei denen der Spätsommerbestand erheblich grösser ist als der Vorsommerbestand.

Badister dilatatus

Badister peltatus

4. Arten, bei denen innerhalb des Strandgebietes kein Spätsommerbestand feststellbar gewesen ist.

<i>Notiophilus palustris</i>	<i>Clivina fossor</i>
<i>Loricera pilicornis</i>	<i>Acupalpus exiguus</i>
<i>Dyschirius globosus</i>	<i>Trichocellus placidus</i>
— <i>Lüdersi</i>	<i>Amara brunnea</i>
<i>Bembidion lampros</i>	— <i>communis</i>
— <i>rupestre</i>	<i>Pterostichus coerulescens</i>
— <i>gilvipes</i>	<i>Lebia chlorocephala</i>
— <i>biguttatum</i>	<i>Agonum obscurum</i>
— <i>unicolor</i>	<i>Dromius sigma</i>

Es ist nun interessant festzustellen, dass das Auftreten der Carabiden innerhalb meines Untersuchungsgebietes nicht mit dem übereinstimmt, was LARSSON (1939) bezüglich derselben Arten als das in Dänemark Normale aufgibt. Hinsichtlich der Mehrzahl der Arten, die auf meinen Ufern einen mehr oder weniger ausgeprägten, aber doch deutlich feststellbaren Spätsommerbestand haben, hebt LARSSON (op.c.) hervor, dass sie in Dänemark einen nur ganz unbedeutenden oder überhaupt keinen Herbstbestand haben. Die Mitteilungen, die LINDROTH (1945) über diese Arten gibt, stimmen dagegen recht gut mit den Verhältnissen auf meinen Untersuchungsgebieten überein.

LARSSON (1939, S. 307) hebt betreffend der Lebensdauer der Carabiden in Dänemark hervor: »Der Lebenszyklus ist einjährig, ausnahmsweise zweijährig, und die Individuen pflanzen sich nur einmal fort«. Nach den Mitteilungen, die LINDROTH (1945) gibt, sind alle obengenannten, innerhalb meines Untersuchungsgebietes regelmässig vorkommenden Carabidenarten, mit Ausnahme von *Agonum obscurum* und *Amara brunnea*, in der Regel Frühjahrsfortpflanzer, die in dem Imagostadium überwintern. Ich habe selbst wiederholte Male eine Paarung zwischen den Individuen des Vorsommerbestandes bei den meisten der obenangeführten Arten beobachtet, aber nie eine Paarung

zwischen den Individuen des Spätsommerbestandes. Beobachtungen über die Larven, die Puppen und das Ausschlüpfen der Imagines ergeben auch, dass die zu den drei ersten Gruppen gehörenden Arten ihre Entwicklung auf dem Strande im Hochsommer durchmachen. Ende des Sommers schlüpft eine neue Generation aus, während die Individuen des Vorsommerbestandes im Laufe des Sommers sterben, wobei jedoch, wie aus der Tabelle 35 hervorgeht, die einzelnen Arten zu verschiedenen Zeitpunkten verschwinden. Meine Untersuchungen haben ergeben, dass die Individuen dieses Spätsommerbestandes in der Regel überwintern. Die Überwinterung geschieht jedoch bezüglich der meisten Arten nicht innerhalb des Strandgebietes (S. 144).

Von den zu der vierten Gruppe gehörenden Arten, bei denen ein Spätsommerbestand nicht festgestellt worden ist, überwintern *Agonum obscurum* und *Amara brunnea* wahrscheinlich in den meisten Fällen in dem Larvenstadium und seltener in dem Imagostadium. Die letztgenannte Art habe ich auf dem Strandgebiete — wo sie jedoch nur ein ganz zufälliger Irrgast zu sein scheint — schon früh im Mai zur Zeit vor dem Eisgang beobachtet, weshalb angenommen werden muss, dass sie als Imago überwintert hat. *Agonum obscurum* tritt hingegen erst zu Mittsommer regelmässig auf und erreicht im Hochsommer die höchste Abundanz. Die Fortpflanzung der Art scheint innerhalb meines Untersuchungsgebietes Ende des Sommers stattzufinden, und dies dürfte das Fehlen des Spätsommerbestandes erklären. Die übrigen zur vierten Gruppe zählenden Arten sind ohne Zweifel gewöhnlich Frühjahrsfortpflanzer mit Imagoüberwinterung (LINDROTH 1945). Dass innerhalb des Strandgebietes ein Spätsommerbestand dieser Arten nicht beobachtet worden ist, hängt wahrscheinlich teilweise davon ab, dass dieser Bestand sich so spät entwickelt, dass die Individuen gleich nach dem Ausschlüpfen die Winterquartiere einnehmen (dies kann z.B. mit den beiden *Dyschirius*-Arten der Fall sein), teils davon, dass das Auftreten der Art innerhalb des Strandgebietes im Vorsommer ganz zufällig ist und dass sie die Entwicklung an anderen Standorten durchmacht (z.B. die *Bembidion*-Arten, *Trichocellus placidus*, *Pterostichus coerulescens*, *Lebia chlorocephala*, *Dromius sigma*). Schliesslich muss man auch die Möglichkeit in Betracht ziehen, dass innerhalb des Strandgebietes ein Spätsommerbestand tatsächlich vorkommt, obwohl er auf Grund der niedrigen Abundanz der Arten nicht entdeckt worden ist (dies kann z.B. bezüglich der Art *Acupalpus exiguus* der Fall sein).

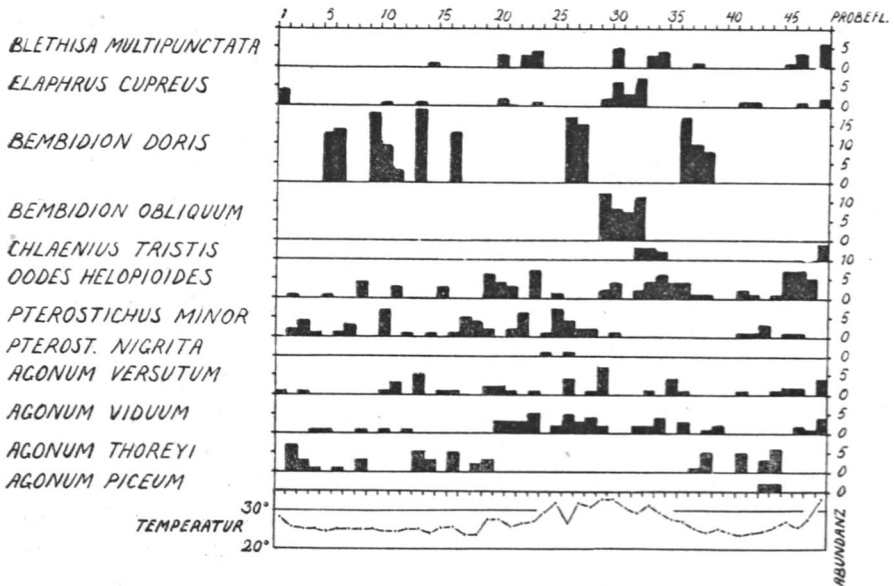
Zur Zeit des Eisganges sind die Carabiden ein sehr anspruchsloser Teil des Käferbestandes. In all den Jahren, in denen ich meine Untersuchungen angestellt habe, habe ich zur Zeit von dem Eisgang bis zu Mitte Mai nur 14 Carabidenarten innerhalb meines Untersuchungsgebietes gefunden, und keine von ihnen ist mit besonders hoher Abundanz aufgetreten. Diese 14 Arten gehen aus der Tabelle 35 hervor, die das Auftreten des Vorsommerbestandes dieser Arten

zu Anfang des Monats Mai angibt. Auffallend ist, dass die meisten der für das Strandgebiet später im Sommer geradezu charakteristischen Carabidenarten zu dieser Zeit völlig fehlen. Viele der Frühjahrsarten kommen scheinbar nur ganz zufällig im Insektenbestand der Ufer vor und gehören eigentlich zu anderen Standorten. Wahrscheinlich sind sie auf ihren Überwinterungsplätzen von dem steigenden Wasser überrascht und von den Wellen auf den Strand im innersten Teil der Bucht angespült worden. Eine kleinere Anzahl von ihnen gehört zu den Strandstandorten und hat scheinbar innerhalb des Strandgebietes überwintert. Zu dieser Gruppe möchte ich *Bembidion Doris* und *Pterostichus diligens* zählen.

Erst, wenn der Frühling weiter fortgeschritten und die Temperatur innerhalb des Strandgebietes erheblich gestiegen ist, sieht man die Mehrzahl der eigentlichen Strandcarabiden auf diesem Gebiete. Es leuchtet also ein, dass ihre Überwinterungsplätze auf anderen Standorten gelegen sind, vielleicht recht weit vom Strande entfernt (vgl. S. 145). Es ist überraschend, wie schnell der Strand im Frühjahr von diesen Carabiden bevölkert wird. Im Verlaufe einiger warmer Tage kommen sie zu Hunderten zu den Ufern. Die Zeit der Migration variiert natürlich in verschiedenen Jahren erheblich, je nach den individuellen klimatischen Besonderheiten des Jahres. Im Frühjahr 1937 fand die Hauptmigration zu den Ufern während einiger warmer Tage zwischen 10. und 15. Mai statt; wenn der Frühling aber kalt ist, geschieht sie dagegen viel später. Im Jahre 1944 fiel auf Mitte Mai eine längere kalte Periode, und ich konnte deutlich feststellen, dass die Mehrzahl der Strandcarabiden erst zwischen 25. und 28. Mai zu den Ufern kamen. Selbstverständlich findet nicht die Migration aller Individuen innerhalb dieser kurzen Zeitspanne statt. Es ist sehr auffallend, dass der Carabidenbestand etwa bis zum 10. Juni Tag für Tag zunimmt, während von diesem Zeitpunkt an eine auffallende Zunahme nicht mehr festzustellen ist. Bezüglich der Zeit der Rückmigration von den Winterquartieren herrscht zwischen den verschiedenen Arten auch keine völlige Übereinstimmung. Während das erste Migrationskontingent von *Blethisa multipunctata*, *Elaphrus cupreus*, *Chlaenius nigricornis*, *Oodes helopioides*, *Agonum versutum*, *Agonum viduum* und *Pterostichus nigrata* und *minor* dominiert wird, kommen *Chlaenius tristis*, *Badister dilatatus* und *peltatus* sowie *Agonum piceum* in der Regel einige Wochen später an, gewöhnlich erst Anfang Juni. — Eine ähnliche plötzliche Rückmigration von den Überwinterungsplätzen erwähnt LINDROTH (1942, S. 116) bezüglich der Art *Oodes gracilis*. Diese Art trat am 24. Mai plötzlich in grosser Anzahl auf einem Bebeland-Gebiet bei dem Ösby-See in der Gegend von Stockholm auf, wo er eine Woche früher noch vollkommen gefehlt hatte.

Wenn die migrierenden Strandcarabiden im Frühling zum Ufer gekommen sind, verteilen sie sich nicht beliebig über diesem, sondern konzentrieren

sich auf Wärmeflächen (S. 83). Ab Mitte Juni ist das Strandgebiet so stark erwärmt worden, dass die Temperatur an Tagen mit normaler Wärme den Wärmegrad übersteigt, der die untere Grenze des Aktivitätsgebietes der Carabiden markiert. Nun sind auch schon alle Arten über dem Strandgebiete verteilt. Jetzt beginnt die früher (S. 55) angeführte Verteilung der verschiedenen Arten in Zonen vom Wasserrande landeinwärts. Man stellt auch fest, dass gewisse Arten nur innerhalb ganz begrenzter Teile des Strandes angetroffen werden, obwohl die Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnisse auch innerhalb anderer Teile für diese Arten vorteilhaft sein dürften, während andere Arten wiederum über grössere Teile des Strandes verteilt sind. Jedoch zeigen auch diese eine deutliche Konzentration der Mehrzahl von Individuen innerhalb ganz begrenzter Gebiete. Um dies auf eine objektive Art zu beleuchten, habe ich Serien von Probeflächenanalysen längs des ganzen Strandes in P p p dem Wasserrande entlang angestellt. Solch eine Untersuchung wurde am 9. 7. 1945 vorgenommen, als 48 Probeflächen (1 m²), mit einem Zwischenraum von 2 m. längs des ganzen innersten Teiles der Bucht in P p p analysiert wurde. Gleichzeitig machte ich drei Temperaturmessungen innerhalb jeder Probefläche zu Berechnung der Mitteltemperatur innerhalb jeder Fläche und Aufzeichnungen über die Beschaffenheit der Vegetation. Die Resultate dieser Untersuchungen gehen aus dem Diagramm 23 hervor, wo alle



Diagr. 23. Die Verteilung der Strandcarabiden am Ufer entlang auf Grund der Analysen von 48 Probeflächen in P p p am 9. 7. 1945. Die schwarzen Säulen geben die Abundanzwerte an. Die Kurve unten veranschaulicht die Temperatur innerhalb der verschiedenen Probeflächen. Vgl. im übrigen den Text.

die innerhalb der Probeflächen angetroffenen Carabidenarten aufgenommen sind. Die dunklen Säulen geben die Abundanz der betreffenden Art innerhalb jeder Probefläche an.

Das Diagramm gibt ein deutliches Bild davon, wie diskontinuierlich die Verbreitung der einzelnen Arten in der Längsrichtung des Strandes ist. Innerhalb einiger neben einander gelegener Probeflächen tritt eine Art mit hoher Abundanz auf, fehlt dann innerhalb weiter Teile des Strandes, taucht plötzlich wieder mit hoher Abundanz auf u.s.w. Diese Konzentration einer grösseren Anzahl von Individuen derselben Art innerhalb eines begrenzten Gebietes ist sehr auffallend; auch bei einer ganz oberflächlichen Untersuchung der Carabidenfauna ist ersichtlich, dass der Fund eines Exemplares auf einer bestimmten Stelle des Strandes in den meisten Fällen eine grössere Anzahl Funde derselben Art in der unmittelbaren Umgebung verrät. Weiter kann festgestellt werden, dass vier hochabundante Arten, *Blethisa multipunctata*, *Oodes helopioides*, *Agonum viduum* und *A. versutum* innerhalb der gleichen oder nahe aneinander liegenden Probeflächen angetroffen werden. Die grösste Übereinstimmung in dieser Beziehung scheint zwischen den beiden erstgenannten Arten zu herrschen. Diese Übereinstimmung kann wahrscheinlich als ein Ausschlag der gleichen Forderungen gedeutet werden, die diese Arten an ihr Milieu stellen, an ihre ökologische Verwandtschaft. — Andererseits sieht man, dass die anderen, hochabundanten Arten hauptsächlich innerhalb der Teile des Strandes vorkommen, wo die vier erstgenannten Arten am spärlichsten vertreten sind. Die Konkurrenz dieser annähernd gleich grossen Raubtiere kann womöglich ein wirksamer artverteilender Faktor sein.

Die Verteilung der Carabiden über das Strandgebiet kann augenscheinlich in einigen Fällen mit der Beschaffenheit der Vegetation in Zusammenhang gestellt werden, sowie mit den davon bedingten Verschiedenheiten der Intensität der ökologischen Klimafaktoren. Es ist z.B. offenbar, dass *Agonum Thoreyi* und *piceum* die Gebiete bevorzugen, wo die Vegetation aus hoher und dichter *Carex vesicaria* besteht. Früher (S. 101) ist betont worden, dass diese Arten starkes Licht scheuen, obwohl sie gleichzeitig recht thermophil sind. Der stark thermophile *Chlaenius tristis* wird auf dem am stärksten erwärmten, vegetationsarmen Gebiet im innersten Teil der Bucht angetroffen. Aber bezüglich der übrigen Arten scheinen weder die Temperatur, das Licht, noch irgendein anderer, äusserer Faktor die Anhäufung der Individuen innerhalb begrenzter Teile des Strandes erklären zu können; die Strandteile, auf denen irgendeine dieser Arten mit hoher Abundanz auftritt, variieren stark bezüglich der Temperatur, Vegetation und Beschaffenheit des Substrates.

Wenn man die Weibchen dieser Strandcarabiden zu der Zeit von Mitte Juni bis Mitte Juli untersucht, sieht man, dass das Abdomen so gut wie ausnahmslos stark angeschwollen ist von reifen Eiern in den Ovarien. Ebenso

kopulieren auch immer viele Exemplare auf dem Strande. Wenn lebendes Material einzelner Arten eingesammelt wird, fangen die Individuen sofort an zu kopulieren. Bei *Agonum viduum* und *versutum* habe ich oft beobachtet, dass zwei Männchen die Kopulationsstellung eingenommen haben; auch habe ich drei Individuen von *A. versutum*, ein Weibchen und zwei Männchen gesehen, die die Kopulationsstellung aufeinander einnehmen. Es scheint deshalb, als ob bei den Individuen des Vorsommerbestandes der Fortpflanzungstrieb bis in die Mitte des Sommers hinein sehr stark wäre, und es scheint wahrscheinlich, dass die schwarmartige Anhäufung der Individuen auf dem Strande hierdurch eine Erklärung finden könnte.

Das Eierlegen der Carabiden habe ich nie auf dem Strande beobachtet. Es muss jedoch ziemlich bald nach der Kopulation geschehen, denn schon Mitte Juni treten ganz kleine Carabidenlarven in grösseren Mengen auf. Wahrscheinlich geschieht das Eierlegen der verschiedenen Arten zu etwas verschiedenen Zeitpunkten, denn der Vorsommerbestand gewisser Arten verschwindet früher als der anderer (vgl. Tabelle 35). In der Regel sterben nämlich die Individuen, die sich im Vorsommer fortgepflanzt haben, im Laufe einiger Wochen (vgl. LARSSON 1939, S. 302).

Im Sommer 1937, als ich die ersten orientierenden Feldarbeiten ausführte, habe ich bemerkt, dass während sich die hygrophilen Imagines nahe am Wasserrande aufhielten, kamen die meisten Larven auf erheblich trockenerem Boden vor. Eine ähnliche Verteilung der verschiedenen Entwicklungsstadien wurde in den folgenden Sommern beobachtet. Im Jahre 1945 hatte ich Gelegenheit mit regelmässigen Zeitintervallen das Vorkommen der verschiedenen Entwicklungsstadien innerhalb des Strandgebietes zu studieren.

Obwohl ich während des späteren Teiles meiner Untersuchungszeit mit Hilfe der Arbeit von LARSSON (1941) und eigener Zuchtversuche die Identifizierung der meisten älteren Carabidenlarven erlernt habe, muss ich sie auf Grund der Schwierigkeiten bei der Bestimmung der jüngsten Stadien kollektiv behandeln. Alles deutet darauf, dass die Larven der hier behandelten Arten bezüglich der Feuchtigkeitsansprüche und des Verhaltens zu dem Milieu überhaupt ziemlich gleichwertig sind. In der folgenden Behandlung werden folgende Arten angeführt: *Blethisa multipunctata*, *Elaphrus cupreus*, *Chlaenius tristis*, *Oodes helopioides*, *Pterostichus minor*, *P. nigrita*, *Agonum versutum*, *A. viduum*, *A. piceum* und *A. Thoreyi*. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass einzelne ganz junge Larven von spärlicher vorkommenden Arten mitgenommen worden sind.

Das Eierlegen geschieht innerhalb des feuchten Strandgebietes, wo sich im Vorsommer die Imagines aufhalten. Wenn das Wasser nach aussen hin sinkt und die Carabiden dem weichenden Wasserrande folgen, verschiebt sich der Platz des Eierlegens im Laufe des Sommers nach aussen. Dies hat zur

Folge, dass kleine Carabidenlarven erst in ziemlich weiter Entfernung vom Wasserrande auftreten, in einer Umgebung, wo der Boden seit der Zeit des Eierlegens schon erheblich ausgetrocknet ist (von F_4 zu F_2). Im Jahre 1945 wurden die ersten neu ausgeschlüpften Larven am 23. 6. innerhalb der Zone I beobachtet. Die Carabidenlarven führen ein verborgenes Dasein und werden gewöhnlich ziemlich tief im Bodensubstrat angetroffen, in Schilfrohren u.s.w. Die meisten Larven sind, besonders wenn sie klein sind, schwach pigmentiert und deshalb sehr lichtscheu. Die Larven sind fressgierige Raubtiere, die in der Gefangenschaft mit stark variierender, animalischer Kost gefüttert werden können. Oft überfallen die Larven der verschiedenen Arten einander, und zumindest in Kulturen ist der Kannibalismus keine Seltenheit. Die Larven scheinen indessen auf dem Strande sehr stationär zu sein und bleiben im allgemeinen innerhalb der Strandzone, wo sie ausgeschlüpft sind. Zu diesem Schlusssatz bin ich dadurch gekommen, dass bei meinen Untersuchungen, die Anfang Juli angestellt wurden, die kleinsten Larven einige Wochen nachdem die ersten Larven oben auf trocknerem Boden ausgeschlüpft sind, regelmässig in kleinerer Entfernung vom Wasserrande gefunden wurden, die grössten Larven wieder in der grössten Entfernung davon, innerhalb der Zone, wo die ersten ausgeschlüpft sind. Auch die Ausschlüpfplätze der Imagines, die später behandelt werden sollen, sprechen dafür, dass die Larven ein recht stationäres Dasein führen.

Am 9. Juli stellte ich eine, auf Probeflächenanalysen basierte Untersuchung an, zwar längs vier Profillinien über dem Strandgebiete rechtwinklig gegen den Wasserrand, wobei in jedem Profil drei $1/4 \text{ m}^2$. grosse Probeflächen ausgewählt wurden, die äussere am Wasserrande (F_4), die innere gleich ausserhalb des Weidengürtels (F_2) und die mittlere an der Mitte des Strandgebietes (F_3). Von allen innerhalb der Probeflächen verzeichneten Imagines der hier angeführten Arten, kamen 86 % innerhalb der feuchtesten Strandzone gleich am Wasserrande vor, und der Rest, 14 % innerhalb der Probeflächen in der Mitte des Strandes. Von Larven wurden 7 % innerhalb F_4 beim Wasserrande verzeichnet, 70 % innerhalb F_3 , und 23 % gleich am Weidengürtel (F_2). Voll erwachsene Larven kamen innerhalb der Zonen F_3 und F_2 vor.

Am 17. und 18. Juli fand ich in diesem Sommer die ersten Puppen (*Agonum versutum* und *Elaphrus cupreus*). Wenn die Raupe erwachsen ist, macht sie in dem Bodensubstrat eine flache Aushöhlung unter der dünnen Moosdecke, die den Strandschlamm bedeckt. In dieser Aushöhlung vollzieht sich die Verwandlung. Wie ich erwartet hatte, stellte es sich heraus, dass die ersten Puppen im trockensten Teile des Strandgebietes am Weidengürtel vorkamen.

Am 29. Juli machte ich eine ähnliche, auf Probeflächen basierte Untersuchung, wie die obenangeführte, aber diesmal, als ein grösseres Strandgebiet trockengelegt war, wählte ich bei jedem Profil 4 Probeflächen innerhalb der Feuchtigkeitszonen F_4 , F_3 , F_2 , F_1 . Imagines des Frühlingsbestandes gibt es

schon bedeutend weniger und immer noch wird der grösste Teil von ihnen, 70 %, draussen in der feuchtesten Zone angetroffen. Die Larven werden in folgender Weise verteilt: F_4 0 %, F_3 20 %, F_2 50 % und F_1 30 %. Ich traf keine Carabidenpuppen innerhalb der Probeflächen an, obwohl sie zu dieser Zeit in dem trockensten Teil des Strandes schon zahlreich waren. Ausser den Puppen wurden in der nächsten Nähe des Weidengürtels soeben ausgeschlüpfte Individuen des Spätsommerbestandes (*Agonum versutum*, *Elaphrus cupreus*) beobachtet.

Nach der Verwandlung liegt das neuausgeschlüpfte Imago etwa zwei Tage lang in der Puppenwiege in Ruhe und fängt erst an, herumzulaufen, wenn das Pigment ausgebildet und der Chitinpanzer hart geworden ist. Jedoch erreicht der Chitinpanzer erst nach einigen Wochen die endgültige Härte, und es ist deshalb in der Regel leicht, im Spätsommer die Exemplare von dem nun entwickelten Bestand von den Individuen des Vorsommerbestandes zu unterscheiden.

Zu dieser Zeit herrscht also das eigentümliche Verhältnis, dass die Imagines dieser Carabiden teils innerhalb des feuchtesten Teiles des Strandes beim Wasserrande vorkommen (die Reste des Vorsommerbestandes), teils innerhalb des trockensten Teiles am nächsten bei dem Weidengürtel (der Spätsommerbestand), während die Larven und Puppen innerhalb der dazwischenliegenden Zone angetroffen werden.

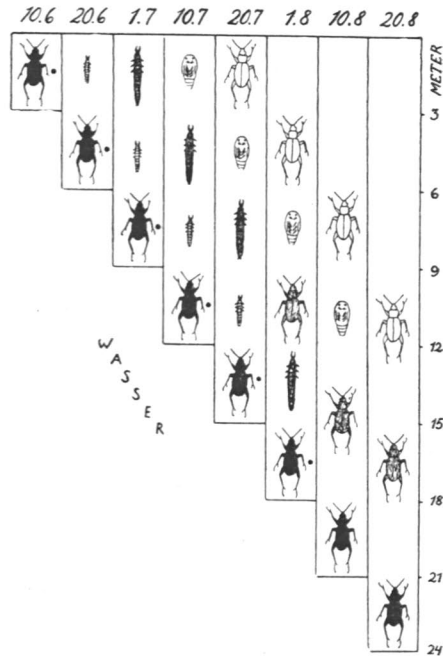
Im Laufe des August verschwinden die letzten Reste des Vorsommerbestandes der hier in Frage kommenden Carabidenarten. Es dürfte nur ausnahmsweise vorkommen, dass die Frühjahrsfortpflanzer zweimal überwintern (LARSSON 1939, S. 302). LINDROTH (1943, S. 114) teilt jedoch mit, dass *Oodes gracilis* in der Regel zweimal überwintern dürfte. Im Sommer 1945 beobachtete ich zwischen dem 15. und 20. August die letzten Individuen dieser Arten, die mit Sicherheit zum Vorsommerbestand gehörten (*Blethisa multipunctata*, *Elaphrus cupreus*, *Agonum viduum*). Im August 1945 verschwanden auch die Larven dieser Strandcarabiden allmählich und statt dessen fand man innerhalb der mittleren Teile des Strandgebietes reichlich Puppen. In einer näheren Entfernung vom Wasserrande als 3 m. konnte ich keine Puppen finden. Einzelne erwachsene Larven dieser frühjahrsfortpflanzenden Carabiden konnte ich noch Ende August und Anfang September finden, im allgemeinen auf recht feuchtem Erdboden (F_3 — F_2).

Zwischen dem 10. und 25. August wurde in diesem Jahr die Hauptmasse der Imagines des Spätsommerbestandes ausgeschlüpft. Wie oben angeführt wurde, begann das Ausschlüpfen innerhalb des trockensten Gebietes des Strandes, aber es geschieht allmählich immer näher am Wasserrande, und Mitte August fand ich in einer Entfernung von 3—5 m. vom Wasserrande innerhalb des Feuchtigkeitsgebietes F_3 schon neuausgeschlüpfte Carabiden.

Wenn der Chitinpanzer bei den Individuen des Spätsommerbestandes hart geworden ist, bleiben sie nicht mehr innerhalb der Gebiete, wo das Ausschlüpfen stattfand. Mitte und Ende August vorgenommene Untersuchungen innerhalb des trockensten Teiles des Strandes ergaben, dass keine der hier genannten Carabidenarten in diesem Strandgebiete vorkam. Es hat sich herausgestellt, dass die Carabiden nach dem Ausschlüpfen zu den feuchtesten Gebieten des Strandes wandern. Zwei Untersuchungsserien, längs Profilen vom Wasserrande landeinwärts vorgenommen, bestätigen das Obenangeführte (Tabelle 36). Die Untersuchungen sind mit keiner quantitativen Methode angestellt worden, sondern es ist nur das Verhältnis zwischen den Individuen des Vorsommer- und Spätsommerbestandes festgestellt worden.

In dem Diagramm 24 habe ich versucht, die Entwicklung dieser Strandcarabiden, sowie das Vorkommen der verschiedenen Entwicklungsstadien innerhalb des Strandgebietes zu verschiedenen Zeiten schematisch darzustellen. Die Einzelheiten der obenangeführten Entwicklung variieren selbstverständlich in verschiedenen Jahren, je nach dem Klima und den Verschiedenheiten im Wechsel des Wasserstandes.

Im Sommer 1937 beobachtete ich, dass der Vorsommerbestand dieser Strandcarabiden zu einem ungewöhnlich frühen Zeitpunkt verschwand. Am 14. Juli konnten nur noch völlig vereinzelt Exemplare beobachtet werden. Der Wasserstand war in diesem Sommer ungewöhnlich tief, und der Wasserrand lag zur Zeit des Verschwindens des Vorsommerbestandes bei der äusseren Grenze der Zone II. Der Spätsommerbestand trat Mitte August auf, und es wurden im Laufe einiger Tage, vom 13—15. August, grosse Mengen von Carabiden ausgeschlüpft. Die überwiegende Mehrzahl schlüpfte innerhalb der Zone II aus. Dieser Sommer wird durch eine lange, völlig niederschlagfreie Periode zwischen dem 30. Juli und 12. August gekennzeichnet. Am 12. und 13.



Diagr. 24. Schematische Darstellung der Verteilung der verschiedenen Entwicklungsstadien der im Text behandelten Strandcarabiden, nach Untersuchungen in P p p im Jahre 1945. Die neu ausgeschlüpfte Käfer sind weiss, die noch weichen grau und die harten schwarz. Bei den dem Vorsommerbestand angehörigen Käfern ein Punkt. Senkrechte Achse: Die breite der trockengelegten supraaquatilen Strandzone. Waagerechte Achse: Die Untersuchungszeiten.

		Vorsommer- bestand	Spätsommer- bestand
Profil 1. 15. 8.			
Im Wasserrande			
(F ₄):	Elaphrus cupreus	100 %	—
	Blethisa multip.	100 %	—
	Oodes helopioides	100 %	—
	Agonum viduum	100 %	—
2—4 m. landein- wärts (F ₃):			
	Elaphrus cupreus	100 %	—
	Oodes helopioides	40 %	60 %
	Agonum viduum	50 %	50 %
5—6 m. landein- wärts (F ₂):			
	Oodes helopioides	20 %	80 %
	Agonum versutum	—	100 %
	— viduum	—	100 %
	— piceum	—	100 %
	— Thoreyi	—	100 %
am nächsten beim Weidengürtel			
(F ₁):	keine Carabiden		
Profil 2. 16. 8			
Im Wasserrande			
(F ₄):	Oodes helopioides	80 %	20 %
	Agonum versutum	90 %	10 %
	— viduum	90 %	10 %
2—4 m. landein- wärts (F ₃):			
	Oodes helopioides	20 %	80 %
	Chlaenius tristis	—	100 %
	Agonum versutum	—	100 %
	— viduum	—	100 %
5—6 m. landein- wärts (F ₂):			
	Puppen von Chlaenius tristis		
	Grosse Larven von Chlaenius tristis und Agonum spp.		
am nächsten beim Weidengürtel			
(F ₁):	keine Carabiden		
Profil 3. 28. 8.			
Im Wasserrande			
(F ₄):	Blethisa multipunctata ..	—	100 %
	Elaphrus cupreus	—	100 %
	Oodes helopioides	—	100 %
	Chlaenius tristis	—	100 %
	Agonum versutum	—	100 %
	— viduum	—	100 %
	— Thoreyi	—	100 %

	Vorsommer- bestand	Spätsommer- bestand
2—4 m. landein- wärts (F ₃):		
Elaphrus cupreus	—	100 %
Chlaenius tristis	—	100 %
Oodes helopioides	—	100 %
Pterostichus minor	—	100 %
— nigrita	—	100 %
Agonum versutum	—	100 %
— viduum	—	100 %
— piceum	—	100 %
5—6 m. landein- wärts (F ₂):		
Puppen von Agonum versutum		
Verpuppungsfertige Lar- ven von Agonum spp.		
Unter dem Wei- dengürtel (F ₁):		
keine Carabiden		

Tabelle 36. Die Verteilung der Carabiden auf dem Strande nach Untersuchungen längs drei Profilinien. Die Zahlen ergeben den prozentualen Anteil der Individuen der Vor- und Spätsommerbestände.

August fiel heftiger Regen. Das plötzliche massenhafte Ausschlüpfen von Carabiden geschah gleich im Anschluss an den Regen.

Im Sommer 1938 kamen die Vorsommerbestände dieser Strandcarabiden in der ersten Hälfte des Monats Juli reichlich vor, aber verschwanden nach dieser Zeit allmählich. Auch in diesem Jahr kam eine lange Trockenperiode in der Zeit vom 29. Juli bis 16. August. Auf Grund der Erfahrungen, die ich im vorhergehenden Jahr gemacht hatte, war ich geneigt anzunehmen, dass die Feuchtigkeit für das Ausschlüpfen der Puppen von ausschlaggebender Bedeutung wäre und ich beabsichtigte deshalb, durch künstliche Bewässerung dieses Problem klarzustellen. Am 15. August, als die Trockenperiode annähernd zwei Wochen gedauert hatte, isolierte ich ein 150 m². grosses Gebiet in der Zone II in P p p und bewässerte es während eines Tages. Indessen hatte ich bei der Wahl des Zeitpunktes Pech, denn schon folgende Nacht begann eine Regenperiode, die 4 Tage andauerte, und der Versuch blieb deshalb ohne Ergebnis.

Inzwischen konnte ich auch diesmal feststellen, dass der Regen wieder ein Massenausschlüpfen von Carabiden zufolge hatte. Weiterhin stellte ich fest, dass ganz wie im vorhergehenden Jahr, die Carabiden fast ausnahmslos in der Zone II ausschlüpfen. Hier kamen nach dem Regen neu ausgeschlüpfte Individuen vor, und brutreife Puppen ruhten in grossen Mengen in ihren Puppenwiegen unter der dünnen Moosdecke. Die Individuen lagen so dicht aneinander,

dass man an vielen Stellen bis 10 Exemplare innerhalb eines Gebietes feststellen konnte, das 10×10 cm. gross war. Hier wurden sonst sehr spärlich vorkommende Arten, wie z.B. *Badister dilatatus* und *B. peltatus* in grossen Mengen beobachtet. Als der Chitinpanzer der Tiere nach dem Ausschlüpfen härter wurde, begannen sie die Wanderung zu den feuchtesten Teilen des Strandes am Wasserrande. Auf Grund des niedrigen Wasserstandes in diesem Jahr lag das Gebiet weit draussen in der Zone III.

Bei einem Vergleich dieser in den Jahren 1937 und 1938 erhaltenen Erfahrungen mit den des Jahres 1945 beobachtet man vor allem zwei Umstände:

1. 1937 und 1938 schlüpfte die Spätsommergeneration fast ausschliesslich in Zone II aus, 1945 innerhalb eines grösseren Ufergebietes von dem Weidengürtel an bis zur Mitte der Zone II.

Dieses hängt meines Erachtens damit zusammen, dass im Klima und Wasserstand Verschiedenheiten herrschten. Da das Klima in den Sommern 1937 und 1938 zur Zeit der Fortpflanzung der Carabiden erheblich wärmer war, als im Jahre 1945, ist es wahrscheinlich, dass die Fortpflanzung in den erstgenannten Jahren während einer kürzeren Zeitspanne vorsichging, als im Jahre 1945. 1937 und 1938 war der Wasserrand zur Zeit der Fortpflanzung der Carabiden in Zone II, 1945 verschob er sich von dem Weidengürtel zur Mitte der Zone II. Auf Grund der stationären Natur der Larven ist es selbstverständlich, dass die Verpuppung in den Jahren 1937 und 1938 in der Zone II vorsichging, aber im Jahre 1945 innerhalb eines grösseren Strandgebietes.

2. In den Jahren 1937 und 1938 geschah ein plötzliches Massenausschlüpfen Mitte August, 1945 schlüpfte der Spätsommerbestand während einer längeren Zeit von Ende Juli bis Ende August aus.

Auch diese Verschiedenheit beruht meines Erachtens auf klimatischen Umständen. Die Erfahrungen der Jahre 1937 und 1938 deuten darauf, dass für das Ausschlüpfen der Puppen eine hohe Feuchtigkeit vonnöten ist. Eine längere Trockenperiode während der Puppenzeit macht, dass alle Puppen liegenbleiben, und erst ein heftiges Regenwetter löst ein gleichzeitiges Ausschlüpfen aller Individuen aus. Im Sommer 1945 gab es keine solche Trockenperiode während der Puppenzeit — diese Zeit war im Gegenteil sehr reich an Niederschlägen — und alle Puppen schlüpften deshalb nach der normalen Puppenzeit aus.

Nachdem der Spätsommerbestand der Strandcarabiden ausgeschlüpft ist, kommt er innerhalb der feuchtesten Teile des Strandes reichlich vor. Bei Herbsteinbruch sinkt indessen die Temperatur innerhalb des Strandgebietes schnell, und der Carabidenbestand konzentriert sich wiederholt innerhalb der auf dem Ufer vorkommenden Wärmegebiete (S. 87). Die meisten Strandcarabiden überwintern, wie schon früher (S. 131) hervorgehoben worden ist, nicht innerhalb des Strandgebietes. Im September geschieht die Migration

zu den Überwinterungsplätzen. Der Zeitpunkt der Migration ist jedoch selbstverständlich von den individuellen klimatischen Besonderheiten des Jahres abhängig. Im Jahre 1945 verschwand der Hauptteil der migrierenden Strandcarabiden in einer kalten Woche mit Frostnächten während der Zeit vom 6—12. September. I.J. 1938 geschah die Migration dagegen erst in den zwei letzten Wochen im September.

Kap. VII

Die Überwinterung der Strandinsekten.

Unsere Kenntnisse von der Überwinterung der Insekten sind erstaunlich klein. Ein tieferes Verständnis der mit der Überwinterung zusammenhängenden ökologischen und physiologischen Fragen wird in der Zukunft sicher für die Klarlegung mancher zur Zeit ungelösten tiergeographischen Probleme beitragen. Erst in der letzten Zeit ist die Frage über die Überwinterung gewisser Strandinsekten von LINDROTH (1943) und PALMÉN (1945) zur Behandlung aufgenommen worden.

LINDROTH (op. c. S. 125—126) hebt betreffs der Insektenfauna auf Bebeland am Ösby-See hervor, dass die auf diesem Orte vorkommenden Käferarten hinsichtlich der Überwinterungsplätze in drei Gruppen eingeteilt werden können: diejenigen, die in weiterer Entfernung vom Strande migrieren, diejenigen, die innerhalb des Strandgebietes bleiben und diejenigen, die nur in kürzerer Entfernung migrieren, um nicht die Einfrierung in dem soliden Eis zu riskieren. Die mittlere Gruppe ist von wenigen Arten vertreten.

Studien über die Winterquartiere der innerhalb meines Untersuchungsgebietes vorkommenden Strandkäfer haben ergeben, dass auch hier drei Überwinterungsgruppen unterschieden werden können, denen entsprechend die LINDROTH aufgestellt hat. Überhaupt ist im Winter nur ein ganz kleiner Teil der Insekten innerhalb des supraaquatilen Strandgebietes beobachtet worden:

<i>Bembidion</i> Doris	<i>Philonthus</i> trossulus
<i>Pterostichus</i> diligens	— marginatus
— strenuus	<i>Laccobius</i> minutus
<i>Agonum</i> fuliginosum	<i>Chrysomela</i> polita
— Thoreyi	<i>Lochmaea</i> capreae
<i>Stenus</i> Juno	<i>Phytonomus</i> arator
— opticus	<i>Sitona</i> lineatus
— boops	<i>Gerris</i> odontogaster
— cicindeloides	<i>Saldula</i> opacula
<i>Lathrobium</i> filiforme	— saltatoria
	<i>Campsicnemus</i> scambus

Die äusseren Teile des Strandes scheinen im Winter völlig unbelebt zu sein.

Ein sehr grosser Teil der Strandkäfer scheint eine kurze Migration landeinwärts vorzunehmen. Bei der Untersuchung des unmittelbar an den Strand grenzenden Gebietes, hauptsächlich durch Sieben des welken Laubes unter dem Weidengürtel, sind im Spätherbst und Vorfrühling, wenn der See eisbedeckt gewesen ist, eine grosse Zahl der Käferarten angetroffen worden, die im Sommer innerhalb des supraaquatilen Strandgebietes vorkommen:

<i>Bembidion biguttatum</i>	<i>Actobius cinerascens</i>
— <i>gilvipes</i>	<i>Philonthus trossulus</i>
— <i>lampros</i>	— <i>micans</i>
— <i>guttula</i>	— <i>velox</i>
— <i>Doris</i>	— <i>concinus</i>
<i>Pterostichus diligens</i>	— <i>marginatus</i>
— <i>strenuus</i>	<i>Conosomus pedicularius</i>
<i>Trichocellus placidus</i>	<i>Tachinus collaris</i>
<i>Agonum Thoreyi</i>	<i>Gymnusa brevicollis</i>
<i>Trogophloeus elongatus</i>	<i>Amischa analis</i>
<i>Oxytelus rugosus</i>	<i>Sipalia circellaris</i>
<i>Stenus Juno</i>	<i>Atheta fungi</i>
— <i>clavicornis</i>	— <i>graminicola</i>
— <i>scrutator</i>	<i>Calodera aethiops</i>
— <i>boops</i>	<i>Ocyusa maura</i>
— <i>melanarius</i>	<i>Oxypoda procerula</i>
— <i>argus</i>	— <i>elongatula</i>
— <i>cautus</i>	<i>Euconnus hirticollis</i>
— <i>circularis</i>	<i>Anacaena limbata</i>
— <i>carbonarius</i>	<i>Cercyon tristis</i>
— <i>opticus</i>	— <i>convexiusculus</i>
— <i>nigritulus</i>	<i>Limnebius truncatulus</i>
— <i>cicindeloides</i>	<i>Hydrochus brevis</i>
— <i>pallitarsis</i>	<i>Chaetarthria seminulum</i>
— <i>binotatus</i>	<i>Phytodecta pallida</i>
— <i>confusus</i>	<i>Phyllotreta exclamationis</i>
<i>Euaesthetus ruficapillus</i>	<i>Longitarsus luridus</i>
<i>Paederus riparius</i>	<i>Chalcoides fulvicornis</i>
<i>Scopaeus laevigatus</i>	<i>Bagous lutosus</i>
<i>Lathrobium terminatum</i>	— <i>lutulentus</i>
<i>Cryptobium fracticorne</i>	

Irgendeine scharfe Grenze kann jedoch nicht zwischen diesen Arten und denjenigen gezogen werden, die auf dem Strandgebiete überwintern. Die meisten Arten, von denen Individuen im Winter auf dem Strandgebiete beobachtet worden sind, kommen auch in dem Hintergelände des Strandes vor. Ausserdem kann man nicht auf Grund der im Vorfrühling gemachten Funde mit Sicherheit bestimmen, wo die Überwinterungsplätze gewesen sind. Zur Zeit vor dem Eisgang steigt der Wasser im See sehr hoch, das ganze supraaquatile Strandgebiet wird unter Wasser gelegt, und in gewissen Jahren mit

besonders hohem Wasserstand liegt der Wasserrand zu dieser Zeit ein Stück innerhalb des Weidengürtels. Die Käfer, die nun in dem welken Laub angetroffen werden, können hier überwintert haben, aber es ist auch möglich, dass sie draussen auf dem Strandgebiete überwinterten, und dass sie von dem steigenden Wasser auf den Strand unter die Weidenbüsche aufgespült worden sind. Dass das Letztgenannte tatsächlich in grosser Skala stattfinden kann, dafür habe ich, wie unten näher angeführt wird, einen schönen Beleg. Die Ergebnisse der Untersuchungen im Spätherbst in dem Gelände hinter dem Strandgebiete und die spärlichen Funde von Käfern im Winter auf dem Strande sprechen jedoch dafür, dass die meisten der Tiere, die im Frühling unter dem Weidengürtel beobachtet wurden, tatsächlich auf diesen Plätzen überwintert haben.

Von den Insekten, die auf dem Strande überwintern, wird eine grosse Widerstandskraft gegen Überschwemmung verlangt. PALMÉN (1945) hat einige interessante Experimente mit einigen Insektenarten angestellt, die auf dem Strande oder in der unmittelbaren Nähe des Strandes überwintern. Er zeigt, dass gewisse Käfer (*Agonum Thoreyi*, *A. fuliginosum*, *Stilbus oblongus*) 60 Tage eine Versenkung in kaltem Wasser ertragen können. Sogar Staphyliniden, deren subelythraler Luftraum, der als »physikalische Kieme« dient und ganz klein ist, können eine Überschwemmung von 10 Tagen ertragen.

Jedoch muss für alle Insekten eine lange Überschwemmung und besonders eine Einfrierung verhängnisvoll werden (vgl. PALMÉN op. c. S. 31—32).

Dies bestätigt ein kleiner Versuch, den ich angestellt habe. Am 10. Dezember 1944 wurden 10 Exemplare von *Agonum Thoreyi* in eine mit Wasser gefüllte Glasbüchse hineingesenkt. Im Laufe von 2 Tagen fror das Wasser bis zum Boden und war während des ganzen Versuches in diesem Zustand. Am 16. Januar wurden die eingefrorenen Exemplare untersucht, wobei ich feststellte, dass nur noch eins am Leben war. Nach einer erneuten Einfrierung wurde dasselbe Exemplar am ersten Februar untersucht; das Tier war gestorben. Zur gleichen Zeit und unter denselben Umständen angestellte Versuche mit *Stenus cicindeloides* und *Philonthus trossulus* ergaben, dass alle Exemplare dieser Arten nach einer Einfrierung von einem Monat tot waren.

In vielen Fällen wählen indessen die Strandkäfer als Überwinterungsquartiere die innerhalb des Strandgebietes reichlich vorkommenden, hohlen Schilfrohre. In diesen sind die Käfer gut geschützt, die Schilfrohre sind mit Luft gefüllt und das Wasser drängt gewöhnlich nicht in sie hinein. Die Tiere leben hier in einem abgegrenzten Milieu und sind nicht von Überschwemmungen und Einfrieren abhängig (vgl. PALMÉN 1945, S. 32—33).

Dass innerhalb des supraaquatilen Strandgebietes überwinternde Insekten — wahrscheinlich solche, die nicht Schilfrohre als Überwinterungsplätze gewählt haben — tatsächlich katastrophalen Situationen ausgesetzt werden können, ist mir bei einer Gelegenheit gezeigt worden. Am 6—7. Dezember

1944, als ich das Untersuchungsgebiet in P p p besuchte, war der Lojo-See schon von einer dünnen Eisschicht bedeckt. In der Nacht zum 7. Dezember legte sich über die Gegend eine dünne Schneedecke. Während dieser Zeit stieg der Wasserstand im See zufolge des reichlichen Niederschlages sehr schnell und ungewöhnlich hoch (Diagramm 1. S. 14). Auf dem Strande stieg das Wasser nach der Eisbildung so, dass ein Wassergürtel von drei Meter Breite zwischen dem Eis und dem schneebedeckten Strandgebiet entstand. Eine grosse Menge von Insekten waren von dem schnell steigenden Wasser auf ihren Überwinterungsplätzen auf dem Strandgebiete überrascht worden. In grossen Mengen schwammen sie im Wasser zwischen dem Eisrande und dem schneebedeckten Strande herum, und ein grosser Teil von ihnen hatte sich auf den Strand gerettet wo die Tiere sich langsam über die Schneedecke zu neuen, besser geschützten Winterquartieren unter dem Weidengürtel bewegten, obwohl die Temperatur der Luft nur $+ 2^{\circ}\text{C}$ war. Ausser tausenden von Collembolen wurden Käfer beobachtet (am reichlichsten *Agonum fuliginosum*, *A. Thoreyi*, *Bembidion Doris*, *Stenus cincidoides*, *Philonthus trossulus*; von diesen konnte man innerhalb des Strandgebietes hunderte einsammeln), einzelne Hemipteren, Dipteren und viele Lycosiden. Die Durchschnittsanzahl dieser auf dem Schnee herumlaufenden Tiere, abgesehen von den Collembolen, war 6 pro m^2 .

Die Mehrzahl der echten Strandkäfer überwintern, wie ersichtlich ist, auf dem Strande oder in der unmittelbaren Nähe desselben. Viele grossen, leicht zu beobachtenden Käfer, die im Sommer mit hoher Abundanz auftreten, sind indessen trotz der eifrigen Forschungen, die ich in allen diesen Jahren meiner Untersuchungen gemacht habe, nicht mit einem einzigen Exemplar repräsentiert gewesen. Die Winterquartiere dieser Tiere müssen deshalb in längerer Entfernung vom Strande liegen, und die Tiere müssen im Frühjahr und im Herbst lange Migrationen unternehmen. Zu dieser Gruppe gehören vor allem folgende Arten:

Carabus clathratus	Agonum versutum
Blethisa multipunctata	— viduum
Elaphrus cupreus	— piceum
— riparius	— gracile
Loricera pilicornis	Lathrobium brunnipes
Bembidion obliquum	— fennicum
Chlaenius tristis	— quadratum
— nigricornis	— terminatum
Oodes helopioides	Philonthus umbratilis
Badister dilatatus	— corvinus
— peltatus	— quisquiliarius
Pterostichus minor	— nigrita
— nigrita	Deinopsis erosa
Panagaeus crux major	Myllaena dubia

Ausserdem gibt es scheinbar einige Arten, von denen ein Teil lange Migrationen unternimmt, während der Rest in der unmittelbaren Nähe des Strandes bleibt. Zu dieser Gruppe gehören vor allem *Philonthus micans* und *velox*, nach ihrer niedrigen Abundanz innerhalb des Überwinterungsstandortes beim Strande, im Vergleich zur Abundanz im Sommer zu beurteilen.

Wie aus dem Vorhergesagten ersichtlich wird, gehören vor allem die grösseren Arten der Strandcarabiden und -staphyliniden zu dieser Überwinterungsgruppe. Hinsichtlich eines Teiles von diesen hat LINDROTH (1943, S. 125—126) völlig übereinstimmende Beobachtungen gemacht. Besonders fällt auf, dass, wie im vorigen Kapitel hervorgehoben wurde, die meisten Carabiden, die einen so dominierenden Einschlag in der Strandfauna des Sommers sind, während der Zeit medio September — medio Mai gänzlich fehlen. Dass dies auch auf anderen Standorten betreffend vieler Carabidenarten der Fall ist, heben LINDROTH (1943, 1945) und PALMÉN (1943, 1945) hervor. Hinsichtlich dieser Fragen warten noch verschiedene Probleme auf ihre Lösung: Die Gründe der Migration, die Bewegungsart der Tiere während derselben, die Lage der Winterquartiere, die Orientierung zu und von dem Strande u.s.w.

Im vorhergehenden Kapitel wurde festgestellt, dass die Migration, besonders die im Frühling, sehr schnell vorsichgeht, und dass der Carabidenbestand auf dem Strande im Verlaufe einiger warmer Maitage angesammelt wird. Der Fortzug geschieht im September.

Ich habe energische Versuche angestellt, um die Winterquartiere dieser Tiere zu finden. Das ganze Hintergelände des Strandes habe ich untersucht, die bebauten Felder, die sich vom Strande landeinwärts erstrecken, die Haselhaine auf den Höhen um P p p und L t e herum, die Nadel- und Laubwälder in der Umgebung, aber alles mit sehr schwachen Ergebnissen. Die einzigen Strandcarabiden, die ich hierbei gefunden habe, sind einige Exemplare von *Pterostichus minor* und *Agonum versutum*. Dies war 1945 in einem Haselhain zwischen verwelktem Laub in einer Entfernung von etwa einem Kilometer von dem Strande in P p p der Fall. Diese negativen Ergebnisse sind indessen nicht überraschend, wenn man bedenkt, welche gewaltigen Areale den Strandinsekten in den Umgebungen der Ufer bei der Wahl des Winterquartieres zu Verfügung stehen. In diesem Zusammenhange dürfte die Feststellung von Interesse sein, dass ich früher an einem anderen Orte in Südfinnland (Esbo) im April Exemplare von *Blethisa multipunctata*, *Pterostichus minor* und *nigrita* gefunden habe, und zwar durch Sieben in einem Haselhain in einer Entfernung von ungefähr einem Kilometer von einem sumpfigen, grasbewachsenen Strand. Wahrscheinlich hat es sich hier um die Winterquartiere dieser Arten gehandelt.

Es ist also offenbar, dass die Winterquartiere oft in einer grossen Entfernung von dem Strande liegen. Deshalb ist es selbstverständlich, dass sowohl die Frühjahrs- wie die Herbstmigration fliegend unternommen werden muss.

Die plötzliche Ankunft des Bestandes im Frühling deutet auf ein Schwärmen an warmen Frühlingstagen. Leider habe ich kein einziges Mal eine Migration sehen können. LINDROTH (1943, S. 115—116) hat betreffend *Oodes gracilis* die interessante Beobachtung gemacht, dass »die Fluglust« dieser Art im Vor-sommer und Herbst bedeutend grösser ist als im Juli und August, was wahr-scheinlich von dem Quartierwechsel zu jener Zeit bedingt ist.

Der Grund dafür, dass die Strandkäfer im Mai plötzlich ihre Winterquar-tiere verlassen, um den Strand aufzusuchen, ist meines Erachtens der, dass die Winterstandorte, die nach der Schneeschmelze des Frühjahres sehr feucht sind, zu dieser Zeit zu trocknen beginnen, und dies zwingt die hygrophilen Käfer, sie zu verlassen. Gleichfalls kann die sinkende Temperatur innerhalb des Strandgebietes der Grund des Einbruches der Herbstmigration sein. Früher (S. 87—88 und S. 140) wurde hervorgehoben, dass sich die Strandcarabiden vor dem Eintritt der Herbstmigration innerhalb der Wärmegebiete des Strandes ansammeln, um schnell zu verschwinden, wenn die Temperatur weiterhin sinkt. Wie sich die Insekten zu und von den Winterquartieren orientieren, und inwiefern die Strandkäfer nach der Überwinterung zu demselben Stand-orte zurückkehren, auf dem sie im vorhergehenden Sommer ausgeschlüpft sind, sind noch ungelöste Probleme.

Noch will ich einen kleinen Umstand nennen, der von Interesse sein kann. Am 8. Mai 1944 fand ich ein Exemplar der Art *Blethisa multipunctata* inner-halb des Strandgebietes in P p p. Wie obengesagt, gehört die Art zu der Grup-pe, die in der Regel nicht innerhalb des Strandgebietes oder in der Nähe des-selben überwintert. In diesem Jahr kam die Hauptmasse der Individuen dieser Art erst während der letzten Woche des Monats Mai von den Überwinterungs-plätzen an. Bei einer näheren Untersuchung stellte es sich heraus, dass dieses Exemplar, das scheinbar auf dem Strande überwintert hatte, defekt war und verkümmerte Flugflügel und teilweise zerknüllte Deckflügel hatte. Der Defekt verhinderte eine längere Migration und zwang das Exemplar, auf dem Strand-gebiete zu überwintern, welchen Umstand diese Art demnach, wenigstens ausnahmsweise, erträgt.

LITERATURVERZEICHNIS.

- AGRELL, I. 1941. Zur Ökologie der Collembolen. — Opusc. Entom. Suppl. 3. S. 1—236.
- BACHMETJEV, P. 1899. Über die Temperatur der Insekten. — Z. wiss. Zool. **66**. S. 521—604.
1901. Experimentelle entomologische Studien. 944 S. Leipzig.
- BACKLUND, H. O. 1945. Wrack fauna of Sweden and Finland. — Opusc. Entom. Suppl. 5. S. 1—236.
- BALOGH, J. 1938. Vorarbeiten zu einer quantitativen Auslesemethode für die bodenbewohnenden Gliedertiere. — Zool. Anzeig. **123**. S. 60—64.
- BASKINA, V. & FRIEDMANN, G. 1928. A statistical investigation of the animal components of two associations in the Kama floodplain. — Trav. l'Inst. rech. biol. Stat. Biol. l' Univ. Perm **1**. (Russ.-engl. Zusammenfassung.) S. 284—295.
- BEALL, G. 1935. Study of arthropod populations by the method of sweeping. — Ecology **16**. S. 216—225.
- BERGOLD, G. 1934. Die Ausbildung der Stigmen bei Coleopteren verschiedener Biotope. — Z. Morph. Ökol. Tiere **29**. S. 511—526.
- BODENHEIMER, F. S. 1928. Welche Faktoren regulieren die Individuenzahl einer Insektenart in der Natur. — Biol. Zbl. **48**. S. 714—739.
1929. Studien zur Epidemiologie, Ökologie und Physiologie der afrikanischen Wanderheuschrecke (*Schistocerca gregaria* Forsk.). — Zeitschr. angew. Entom. **15**. S. 435—557.
- 1931 a. Über thermotaktisches Verhalten, Körpertemperatur und Aktivitätsminimum bei Insekten. — Zool. Anzeig. **93**. S. 59—61.
- 1931 b. Über die Temperaturabhängigkeit von Insekten. III. Die Beziehungen der Vorzugstemperatur zur Luftfeuchtigkeit der Umgebung, — Z. vergl. Physiol. **13**. S. 744—747.
1932. Über Luftfeuchtigkeit der Umgebung, Gewichtsverlust und Lebensdauer. — Zool. Anzeig. **98**. S. 313—317.
1934. Über die Temperaturabhängigkeiten der Insekten. — Zool. Jahrb. **66**. S. 113—151.
- BODENHEIMER, F. S. & SCHENKIN, D. 1928. Über die Vorzugstemperatur einiger Insekten. — Z. vergl. Physiol. **8**. S. 1—15.
- BOLDT, R. 1896. Djupkarta över Lojo sjö. Östra hälften. — Geogr. fören. vetensk. medd. **3**. S. 112—116.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1921. Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. — Jahrb. St. Gall. Naturw. Ges. **57**. S. 305—350.
- BREMI, 1846. Beytrag zur Kunde der Dipteren. — Iris 1846.
- BRO LARSEN, E. 1936. Biologische Studien über die tunnelgrabenden Käfer auf Skallingen. — Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren. **100**. S. 1—231.
- 1943 a. The importance of master factors for the activity of noctuids. — Ent. Medd. **23**. S. 352—374.
- 1943 b. The influence of humidity on life and development of insects. — Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren. **107**. S. 127—184.

- BRO LARSEN, E. & THOMSEN, M. 1940. The influence of temperature on the development of some species of Diptera. — *Ibid.* **104**. S. 1—75.
- BRUNDIN, L. 1934. Die Coleopteren des Torneträskgebietes. 436 S. Lund.
- CAJANDER, A. K. 1909. Über Waldtypen. — *Fennia* **28**. S. 1—175.
- DAHL, F. 1904. Kurze Anleitung zum wissenschaftlichen Sammeln und zum Conservieren von Thieren. 59 S. Jena.
1908. Grundsätze und Grundbegriffe der biocönotischen Forschung. — *Zool. Anzeig.* **33**. S. 349—353.
1921. Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie. I. 113 S. Jena.
- DAHLBECK, N. 1945. Strandwiesen am südöstlichen Öresund. — *Acta Phytogeogr. Suecica* **18**. S. 1—168.
- DOGIEL, V. 1924. Quantitative studies on terrestrial fauna. (An essay of quantitative analysis of the fauna of meadows.). — *Russk. zool. Zb.* **4**. S. 117—154. (Russ.-engl. Zusammenfassung.).
- DOTTERWEICH, H. 1928. Beiträge zur Nervenphysiologie der Insekten. I. Das Schwirren der Schmetterlinge vor dem Fluge. — *Zool. Jahrb.* **44**. S. 399—425.
- DUSPIVA, F. & CERNY, M. 1934. Die Bedeutung der Farbe für die Erwärmung der Käferelytren durch sichtbares Licht und Ultrarot. — *Z. vergl. Physiol.* **21**. S. 267—274.
- EDER, R. 1940. Die kutikuläre Transpiration der Insekten und ihre Abhängigkeit vom Aufbau des Integumentes. — *Zool. Jahrb.* **60**. S. 203—240.
- ELTON, C. S. 1927. *Animal Ecology*. 207 S. London.
- Enumeratio Insectorum Fenniae. 1933—1941. Helsingfors.
- FORSSLUND, K.-H. 1943. Studier över det lägre djurlivet i nordsvensk skogsmark. — *Meddel. Stat. Skogsförsöksanst.* **34**. S. 1—266.
- FRAENKEL, G. 1930. Die Orientierung von *Schistocerca gregaria* zu strahlender Wärme. — *Z. vergl. Physiol.* **13**. S. 300—313.
- FRAENKEL, G. & GUNN, D. L. 1940. *The orientation of animals*. 352 S. Oxford.
- FRANZ, H. 1930. Untersuchungen über den Wärmehaushalt der Poikilothermen. — *Biol. Zbl.* **50**. S. 158—182.
1931. Über die Bedeutung des Mikroklimas für die Faunenzusammensetzung auf kleinem Raum. — *Z. Morph. Ökol. Tiere* **22**. S. 587—628.
1939. Grundsätzliches über tiersoziologische Aufnahmsmethoden, mit besonderer Berücksichtigung der Landbiotope. — *Biol. Rev.* **14**. S. 369—398.
1941. Untersuchungen über die Bodenbiologie alpiner Grünland- und Ackerböden. — *Forschungsdienst, Organ der deutschen Landwirtschaftswissenschaft* **2**. S. 355—368.
- FRANZ, H. & HÖFLER, K. & SCHERF, E. 1937. Zur Biosoziologie des Salzlachengebietes am Ostufer des Neusiedlersees. — *Verh. Zool.-Bot. Ges. in Wien.* **86—87**. S. 297—364.
- FRENZEL, G. 1936. Untersuchungen über die Tierwelt des Wiesenbodens. 130 S. Jena.
- FRIEDERICH, K. 1927. Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. — *Die Naturwiss.* **15**. S. 153—157, 182—186.
1930. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie. 1. Ökologischer Teil. 417 S. Berlin.
1943. Über den Begriff »Umwelt« in der Biologie. — *Acta Biotheoretica* **7**. S. 147—162.
- GAMS, H. 1918. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. — *Vierteljahrsschrift der naturforschenden Gesellschaft in Zürich* **63**. S. 293—493.
- GEIGER, R. 1927. *Das Klima der bodennahen Luftschicht*. 246 S. Braunschweig.
- GERSDORF, E. 1937. Ökologisch-faunistische Untersuchungen über die Carabiden der mecklenburgischen Landschaft. — *Zool. Jahrb.* **70**. S. 17—86.

- GODSKE, C. L. 1944. Metoder og instrumenter i mikrometeorologien. — Lokalklima — Mikroklima — Bioklima. S. 21—29.
- GRAY, H. E. & TRELOAR, A. E. 1933. On the enumeration of insect populations by the method of net collection. — *Ecology* **14**. S. 356—367.
1935. Note on the enumeration of insects populations by the method of net collection. — *Ibid.* **16**. S. 122.
- GUNN, D. L. 1934. The temperature and humidity relations of the cockroach (*Blatta orientalis* L.). II. — *Z. vergl. Physiol.* **20**. S. 617—625.
1935. The temperature and humidity relations of the cockroach. III. — *J. Exp. Biol.* **12**. S. 185—190.
1940. The daily rhythm of activity of the cockroach, *Blatta orientalis* L. I. Aktograph experiments, especially in relation to light. — *Ibid.* **17**. S. 267—277.
1942. Body temperature in poikilothermal animals. — *Biol. Rev.* **17**. S. 293—314.
- GUNN, D. L. & COSWAY, C. A. 1938. The temperature and humidity relations of the cockroach. V. — *J. Exp. Biol.* **15**. S. 555—563.
- GUNN, D. L. & KENNEDY, J. S. 1936. Apparatus for investigating the reactions of land arthropods to humidity. — *Ibid.* **13**. S. 450—459.
- GÖSSWALD, K. 1938. Über den Einfluss von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäusserungen der Ameisen. I. Die Lebensdauer ökologisch verschiedener Ameisenarten unter dem Einfluss bestimmter Luftfeuchtigkeit und Temperatur. — *Z. wiss. Zool.* **151**. S. 337—381.
1940. Über den Einfluss von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäusserungen der Ameisen. II. Über den Feuchtigkeitssinn ökologisch verschiedener Ameisenarten und seine Beziehungen zu Biotop, Wohn- und Lebensweise. — *Ibid.* **154**. S. 247—344.
- HALL, F. G. & ROOT, R. W. 1930. The influence of humidity on the body temperature of certain poikilotherms. — *Biol. Bul.* **28**. S. 52—59.
- HEROLD, W. 1927. Kritische Untersuchungen über die Methode der Zeitfänge zur Analyse von Landbiocönos. — *Z. Morph. Ökol. Tiere* **10**. S. 420—432.
- HERTER, K. 1923 a. Untersuchungen über den Temperatursinn der Feuerwanze (*Pyrrhocoris apterus* L.). — *Biol. Zbl.* **43**. S. 27—30.
- 1923 b. Untersuchungen über den Temperatursinn der Hausgrille (*Acheta domestica* L.) und der roten Waldameise (*Formica rufa* L.). — *Ibid.* **43**. S. 282—285.
1924. Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten. — *Z. vergl. Physiol.* **1**. S. 221—288.
1925. Temperaturoptimum und relative Luftfeuchtigkeit bei *Formica rufa* L. — *Ibid.* **2**. S. 226—232.
1934. Eine verbesserte Temperaturorgel und ihre Anwendung auf Insekten und Säugetiere. — *Biol. Zbl.* **54**. S. 487—507.
1939. Über den Temperatursinn der Insekten. — *Verh. VII. Intern. Kongr.f. Ent.* Berlin **2**. S. 740—759.
1940. Über das Wesen der Vorzugstemperatur bei Echsen und Nagern. — *Z. vergl. Physiol.* **28**. S. 358—388.
1941. Die Vorzugstemperatur bei Landtieren. — *Die Naturwiss.* **29**. S. 155—164.
- 1942—43. Über den Temperatursinn von Vorratsschädlingen. — *Mitt. Ges.f. Vorratsschutz* **18—19**. 23 S.
1943. Die Beziehungen zwischen der Ökologie und Thermotaxis der Tiere. — *Biol. Generalis* **17**. S. 243—309.

- HESSE, R. 1924. Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. 613 S. Jena.
- HEYDEMANN, F. 1943. Die Bedeutung der »ökologischen Valenz«. — Entom. Zeitschr. **1**. S. 1—8.
- HULT, R. 1887. Lojobäckenets bildning. 118 S. Helsingfors.
- JANISCH, E. 1931. Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung der Umweltfaktoren auf Insekten. — Z. Morph. Ökol. Tiere **22**. S. 269—286.
1932. Die Bedeutung der Luftfeuchtigkeit für das Wachstum der Organismen. — Die Naturwiss. **20**.
1933. Über die Methoden zur Konstanthaltung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit im biologischen Laboratoriumsversuch. — Abderhalden's Handb. biol. Arb. meth. Abt. V, **10**. S. 87—112.
- JÄRNEFELT, H. 1928. Zur Limnologie einiger Gewässer Finnlands. IV. Lohjanjärvi = Lojo sjö. — Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo **6**. S. 162—181.
- KALMUS, H. 1929. Die CO₂-Produktion beim Fluge von *Deilephila elpenor* (Weinschwärmer). Baustein zu einer Energetik des Tierfluges. — Z. vergl. Physiol. **10**. S. 445—455.
- KENNEDY, J. S. 1939. The behaviour of the desert locust in an outbreak centre. — Trans. R. Ent. Soc. Lond. **89**. S. 385—542.
- KLUGH, A. B. 1923. A common system of classification in plant and animal ecology. — Ecology **4**. S. 366—377.
- KOIDSUMI, K. 1935. Experimentelle Studien über die Transpiration und den Wärmehaushalt bei Insekten. — Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku **12**. S. 281—380.
- KONTKANEN, P. 1937. Quantitative Untersuchungen über die Insektenfauna der Feldschicht auf einigen Wiesen in Nord-Karelien. — Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo **3**. S. 1—86.
- KOZHANTSCHIKOW, S. W. 1933. Zur Frage nach dem Temperaturoptimum des Lebens. II. Über die Temperaturabhängigkeit einzelner physiologischen Prozesse und ihre Beziehung auf das Lebensoptimum des Organismus. — Zeitschr. angew. Entom. **20**. S. 590—610.
- KROGERUS, R. 1932. Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Tribsandgebiete an den Küsten Finnlands. — Acta Zool. Fenn. **12**. S. 1—308.
1937. Mikroklima und Artverteilung. — Acta Soc. Fauna et Flora Fenn. **60**. S. 290—308.
1939. Zur Ökologie nordischer Moortiere. — Verh. VII. Intern. Kongr. f. Ent. Berlin **2**. S. 1213—1231.
- KRÜGER, P. 1929. Über die Bedeutung der ultraroten Strahlen für den Wärmehaushalt der Poikilothermen. — Biol. Zbl. **49**. S. 65—82.
1931. Weitere Beiträge über die Faktoren des Wärmehaushaltes der Poikilothermen. — Z. Morph. Ökol. Tiere **22**. S. 759—773.
- KRÜGER, P. & DUSPIVA, F. 1933. Der Einfluss der Sonnenstrahlung auf die Lebensvorgänge der Poikilothermen. — Biol. Generalis **9**. S. 168—188.
- KÜHNELT, W. 1933. Kleinklima und Landtierwelt. — Zoogeographica **1**. S. 566.
1936. Der Einfluss des Klimas auf den Wasserhaushalt der Tiere. — Bioklim. Beiblätter **1**. S. 11—15.
1940. Aufgaben und Arbeitsweise der Ökologie der Landtiere. — Der Biologe **9**. S. 108—117.
- LARSSON, S. GISLE 1939. Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. — Entom. Meddelelser **20**. S. 277—560.
1941. Danmarks fauna. 47. Biller XI. Sandspringere og Løbebiller. Larverne. S. 243—372.

- LINDBERG, HÅKAN 1944. Ökologisch-geographische Untersuchungen zur Insektenfauna der Felsentümpel an den Küsten Finnlands. — Acta Zool. Fenn. **41**. S. 1—178.
- LINDROTH, C. H. 1942. Svensk insektfauna. 9. Skalbaggar, Coleoptera. Sandjägare och jordlöpare. Fam. Carabidae. 260 S. Stockholm.
1943. *Oodes gracilis* Villa. Eine thermophile Carabide Schwedens. — Not. Ent. **22**. S. 109—157.
1945. Die fennoskandischen Carabidae. Eine tiergeographische Studie. I—II. — Medd. Göteborg. Mus. Zool. avd. **109—110**. S. 7—709, 5—277.
- LUNDEGÅRDH, H. 1923. Pflanzenökologische Lichtmessungen. — Biol. Zbl. **43**. S. 404—431.
- MAZEK-FIALLA, K. 1940. Die Körpertemperatur poikilothermer Tiere in Abhängigkeit vom Kleinklima. — Z. wiss. Zool. **154**. S. 170—246.
- MELLANBY, K. 1932. The influence of atmospheric humidity on the thermal death-point of a number of insects. — J. Exp. Biol. **9**. S. 221—231.
1935. The evaporation of water from insects. — Biol. Rev. **10**. S. 317—333.
- MÖBIUS, K. 1865. Fauna der Kieler Bucht. Leipzig.
1877. Die Auster und die Austerwirtschaft. Berlin.
- NECHELES, H. 1924. Über Wärmeregulation bei wechselwarmen Tieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie der Wärmeregulation. — Pflügers Archiv **204**. S. 72—86.
- NIELSEN, E. TETENS, 1938. Zur Ökologie der Laubheuschrecken. — Entom. Meddelelser **20**. S. 121—164.
1939. Elementære fysiske Maalemetoder till Brug ved økologiske Undersøgelser. — Geografisk Tidsskrift **42**. København. S. 159—201.
- NIESCHULZ, O. 1933. Über die Bestimmung der Vorzugstemperaturen von Insekten (besonders von Fliegen und Mücken). — Zool. Anz. **103**. S. 21—29.
- NORDBERG, S. 1936. Biologisch-ökologische Untersuchungen über die Vogelnicolen. — Acta Zool. Fenn. **21**. S. 1—168.
- PALMÉN, E. 1939. Beobachtungen über die Käferfauna der Bodenschicht der Heide Siikakangas in Ruovesi (EH). — Ann. Ent. Fenn. **5**. S. 47—62.
1943. *Agonum impressum* Panz. (Col. Carabidae) als Vertreter des karelischen Einwanderungselementes in Fennoskandien. — Ibid. **8**. S. 31—36.
1944. Die anemohydrochore Ausbreitung der Insekten als zoogeographischer Faktor. — Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo **10**. S. 1—262.
1945. Über Quartierwechsel und submerse Überwinterung einiger terrestrischen Uferkäfer. — Ann. Ent. Fenn. **11**. S. 22—34.
- PALMÉN, E. & SUOMALAINEN, H. 1945. Experimentelle Untersuchungen über die Transpiration bei einigen Arthropoden, insbesondere Käfern. — Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo **11**. S. 1—52.
- PALMGREN, P. 1928. Zur Synthese pflanzen- und tierökologischer Untersuchungen. — Acta Zool. Fenn. **6**. S. 1—51.
1930. Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands. Mit besonderer Berücksichtigung Ålands. — Ibid. **7**. S. 1—218.
1932. Zur Biologie von *Regulus r. regulus* (L.) und *Parus atricapillus borealis* (Selys). Eine vergleichend-ökologische Untersuchung. — Ibid. **14**. S. 1—113.
1939. Ökologische und physiologische Untersuchungen über die Spinne *Dolomedes fimbriatus* (Cl.). — Ibid. **24**. S. 1—42.
- PARK, O. & LOCKETT, J. A. & MYERS, O. J. 1931. Studies in nocturnal ecology with special reference to climax forest. — Ecology **12**. S. 709—727.
- PHILLIPS, J. F. V. 1931. Quantitative methods in the study of numbers of terrestrial animals in biotic communities: A review with suggestions. — Ibid. **12**. S. 633—650.

- PIELOU, D. P. & GUNN, D. L. 1940. The humidity behaviour of the mealworm beetle, *Tenebrio molitor* L. I. The reaction to differences of humidity. — J. Exp. Biol. **17**. S. 286—294.
- RAMSAY, J. A. 1935. The evaporation of water from the cockroach. — Ibid. **12**. S. 373—383.
- RENKONEN, O. 1938. Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. — Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo **6**. S. 1—226.
1944. Die Carabiden- und Staphylinidenbestände eines Seeufers in SW-Finnland. Ein Beitrag zur Theorie der statistischen Insektensynökologie. — Ann. Ent. Fenn. **10**. S. 33—104.
- RESVOY, P. D. 1924. Zur Definition des Biocönose-Begriffes. — Russ. Hydrobiol. Zeitschr. **3**. S. 204—209. (Russ.-deutsche Zusammenfassung).
- ROMNEY, V. E. 1945. The effect of physical factors upon catch of the beet leafhopper (*Eutettix tenellus* (Bak.)) by a cylinder and two sweepnet methods. — Ecology **26**. S. 135—148.
- RÜCKER, F. 1933 a. Die Farben der Insekten und ihre Bedeutung für den Wärmehaushalt. — Pflügers Archiv **231**. S. 729—741.
- 1933 b. Durchlässigkeit tierischer Gewebe im Ultrarot. — Ibid. **231**. S. 744—749.
1934. Über die Ultrarot-Reflexion tierischer Körperoberflächen. — Z.vergl. Physiol. **21**. S. 275—280.
- SACHAROV, N. L. 1930. Studies in cold resistance of insects. — Ecology **11**. S. 505—517.
- SANDERS, N. J. & SHELFORD, V. E. 1922. A quantitative and seasonal study of a Pine-dune animal community. — Ibid. **3**. S. 306—320.
- SCHMID, E. 1922. Biozönologie und Soziologie. — Naturw. Wochenschr. **21**. S. 518.
- SHACKLEFORD, M. V. 1929. Animal communities of an Illinois prairie. — Ecology **10**. S. 126—154.
- SHELFORD, V. E. 1929. Laboratory and Field Ecology. 608 S. Baltimore.
1931. Some concepts of bioecology. — Ecology **12**. S. 455—467.
- SHELFORD, V. E. & TOWLER, E. D. 1925. Animal communities of the San Juan Channel and adjacent areas. — Publ. Puget Sound Biol. Stat. **5**. S. 33—73.
- SMITH, V. G. 1928. Animal communities of a deciduous forest succession. — Ecology **9**. S. 479—500.
- STRENG, A. E. 1897. Djupkarta över Lojo sjö. Västra hälften. — Geogr. för. vetensk. medd. **4**. S. 1—14.
- TAMBS-LYCHE, H. 1944. Dyreverden og Mikroklima. I. Den lavere dyreverden. — Lokal-klima—Mikroklima—Bioklima. S. 63—76.
- THAMDRUP, H. M. 1939. Studier over Jydske Heders Økologi. — Acta Jutland. Aarsskr. f. Aarhus Univ. **11**. Suppl. S. 1—82.
- THIENEMANN, A. 1923. Die Gewässer Mitteleuropas. Eine hydrobiologische Charakteristik ihrer Haupttypen. 84 S. Stuttgart.
1925. Der See als Lebensinheit. — Die Naturwiss. **13**. S. 589—600.
1939. Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. — Arch. f. Hydrobiol. **35**. S. 267—285.
- TIGERSTEDT, R. 1910. Die Produktion von Wärme und der Wärmehaushalt. Die Körpertemperatur der poikilothermen Tiere. — Winterstein's Handb.vergl. Physiol. **3/2**. S. 44—53.
- TRÄDGÅRDH, I. & FORSSLUND, K.-H. 1932. Studier över insamlingstekniken vid undersökningar över markens djurliv. — Meddel. Stat. Skogsförsöksanst. **27**. S. 21—68.
- TULLGREN, A. & WAHLGREN, E. 1920—22. Svenska insekter. 812 S. Stockholm.
- UVAROV, B. P. 1931. Insects and climate. — Trans. Ent. Soc. London **79**. S. 1—247.

- VAN HEERDT, P. F. 1946. Eenige physiologische en oecologische Problemen bij *Forficula auricularia*. 126 S. Utrecht.
- WEBER, H. 1939. Der Umweltbegriff der Biologie und seine Anwendung. — Der Biologe 8. S. 245.
1942. Der gegenwärtige Stand der deutschen ökologischen Forschung, an Beispielen aus der Ökologie der Tiere aufgezeigt. — Forschungen und Fortschritte 18. S. 123—129.
- WEESE, A. O. 1924. Animal ecology of an Illinois Elm-Maple forest. — Illin. Biol. Monogr. 9. S. 345—438.
- WESENBERG-LUND, C. 1943. Biologie der Süßwasserinsekten. 682 S. Kopenhagen.
- WIGGLESWORTH, V. B. 1939. The principles of insect physiology. 434 S. London.
- ZUBAREVA, S. 1930. On the accuracy of quantitative sweeping with an insect sweep-net. — Bull. l'Inst. rech.biol. Stat. l'Univ. Perm 7. S. 89—104. (Russ.-engl. Zusammenfassung).

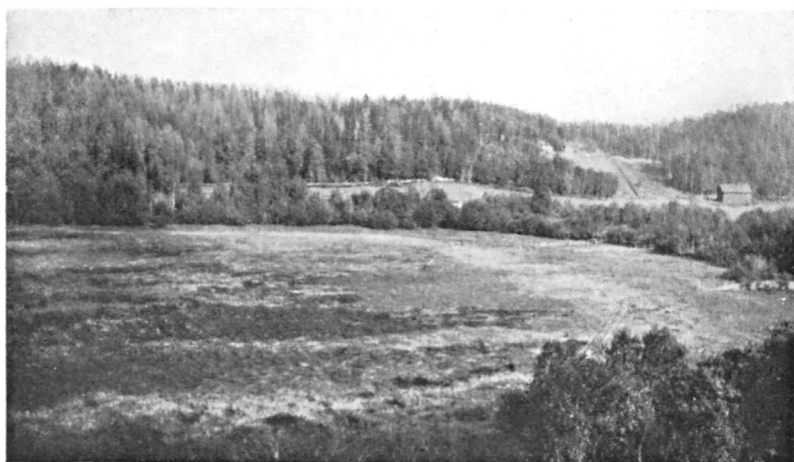


Abb. 1 und 2. Das Untersuchungsgebiet in Pitkäperänpohja im Frühling und Herbst.
Abb. 1 (oben) 8. 5. 1944. Abb. 2 (unten) 10. 9. 1938.



Abb. 3. Pitkäperänpohja. 1. 5. 1938.



Abb. 4. Pitkäperänpohja. 10. 6. 1938.



Abb. 5. Lohjantaipale. 1. 6. 1938.



Abb. 6. Lohjantaipale. 19. 8. 1938.

